

学位請求論文

鳥類の採餌行動の感覚運動制御に関する生物心理学的研究

慶應義塾大学大学院 社会学研究科

心理学専攻 後期博士課程 3 年

学籍番号 81643113

松井 大

第 1 章 序論	1
1.1 ヒトを含む霊長類の到達・把握運動	1
1.1.1 採餌行動の基本運動要素としての到達・把握運動	1
1.1.2 到達・把握運動における視覚性運動制御	2
1.1.3 到達・把握運動の神経メカニズム	5
1.1.4 採餌行動の特殊事例としての道具使用	6
1.2 鳥類の採餌運動	9
1.2.1 鳥類における到達・把握運動としてのついばみ運動	9
1.2.2 ついばみ運動のフィードフォワード運動制御仮説	10
1.2.3 ついばみ運動の神経メカニズム	11
1.2.4 鳥類の道具使用: 身体的制約を克服した特異な採餌行動	15
1.3 本論文の目的と仮説: 身体構造の違いを鳥類はいかに克服しているのか?	17
1.3.1 ヒト・ハト・カラスの運動における視覚の役割	17
1.3.2 身体延長に対する可塑性とその神経メカニズム	18
1.3.3 鳥類道具使用における形態の役割	19
1.3.4 総括: 本論文のリサーチ・クエッション	19
第 2 章 研究 1: ハト, ハシブトガラスの視覚性運動制御	21
2.1 目的: カラスのオンライン運動制御仮説の検証	21
2.2 方法	22
2.3 結果	26
2.3.1 ついばみ成功率	27
2.3.2 運動誤差の比較	27
2.3.3 時間ステップ間の誤差相関	27
2.3.4 到達運動速度の変化	28
2.4 考察	28
第 3 章 研究 2: ハシブトガラスの移動物体追跡における運動制御メカニズム	32
3.1 目的: カラスのオンライン運動制御の機能の検証	32
3.2 方法	34
3.3 結果	38

3.3.1 頭部運動速度・角速度の条件間比較-----	38
3.3.2 モデル分析の結果-----	39
3.4 考 察-----	40
第 4 章 研究 3: ハト, ハシブトガラスの身体延長に対する運動学習-----	42
4.1 目的: 鳥類の身体延長に関する学習可塑性の検討-----	42
4.2 方法-----	42
4.3 結果-----	47
4.3.1 ついばみ成功率-----	48
4.3.2 クチバシ開タイミング-----	49
4.3.3 ついばみ運動距離-----	51
4.3.4 頭部到達運動加速度-----	52
4.4 考 察-----	52
第 5 章 研究 4: 身体延長に対する運動学習の神経基盤-----	55
5.1 目的: クチバシ延長の運動学習には, 大脳の神経可塑性が関与しているか? -----	55
5.2 方法-----	56
5.3 結果-----	58
5.4 考 察-----	59
第 6 章 研究 5: カラスのクチバシの形態種間比較-----	62
6.1 目的: 特殊な採餌行動を実現するための形態学的基盤の検討-----	62
6.2 方法-----	62
6.3 結果-----	67
6.3.1 主成分分析: クチバシ形態の種間変異-----	67
6.3.2 曲率計算: 下クチバシ上部表面の形態比較-----	69
6.4 考 察-----	70

第 7 章 総合考察-----	73
7.1 本論文の目的: リサーチクエションへの回答-----	73
7.2 鳥類の感覚運動制御: 鳥類はいかに身体形態的制約を克服しているのか? -----	76
引用文献-----	80
関連業績-----	101

修正対応表

題目：鳥類の採餌行動の感覚運動制御に関する生物心理学的研究
社会学研究科心理学専攻 松井 大

ページ数	修正前 (誤)	修正後 (正)
6p8行目	樹状突起スパイン (dendric spine) 内 限局的に	樹状突起スパイン (dendric spine) 内で 限局的に
7p16行目 及び19行目	homo	Homo
11p5行目	交代	後退
23p10行目	用いり	用い
29p図2.3	細戦	細戦
38p6行目	主張でき	主張でき,
41p13行目	成果くさ	正確さ
53p13行目	図5.3b	図4.3b
82p5行目	577-585.Berti	577-585. Berti
83p28行目	<i>Current biology</i>	<i>Current Biology</i>
87p22行目	<i>Nature neuroscience</i>	<i>Nature Neuroscience</i>
102p13行目	<i>Journal of motor behavior</i>	<i>Journal of Motor Behavior</i>

第1章 序論

1.1 ヒトを含む霊長類の到達・把握運動

1.1.1 採餌行動の基本運動要素としての到達・把握運動

対象物に効果器を伸ばし、補足する到達・把握運動 (reaching and grasping movement) は動物の持つ基本的な運動レパートリーである (Woodworth, 1989)。この単純な動作には、外部空間にある標的物の位置を、眼球上の網膜中心座標上に取得し、それを運動座標系に変換することで、手・腕を目標へ移動させる一連の処理が介在している (Andersen et al., 1993; Batista et al., 1999; Graziano, & Gross, 1998; Rizzolatti, & Luppino, 2001; Snyder, 2000)。すなわち、到達・把握運動の感覚運動制御とは、感覚器を介して取得される座標空間を、身体効果器の座標へと接続する座標変換の過程に他ならない。

ヒト (*Homo sapiens*) の精緻な到達・把握運動が、樹上生活による手の進化と、二足歩行の進化と密接に関連していることは、Charles Darwin (1871) が初めて主張して以来、盛んに論じられてきた。歩行の用途から解放されたヒトの手は、手腕骨格形態に大きな変化をもたらした。特に、関節の可動域が広くなり、より柔軟に身体近傍の空間を操作することが可能になった (Corruccini, & Ciochon, 1976)。そのような関節周りの柔軟性は、化石人類である *Homo erectus* の段階で既に進化していたため、150 万年前には備わっていたことが判明している (Roach et al., 2013; Ward et al., 2014)。手の形態も、歩行から物体を掴む「把握」の用途として、主たる機能が交代し、形態学的に変化してきた (Napier, 1961; 1967)。ヒト以外の霊長類は、指を握り込み、地面に指関節の外側をつけることで四足歩行を行うナックル・ウォークに見られるように、完全な二足歩行を持たない。前肢を四足歩行に用いるためには、肩・腕の関節が頑健である必要がある。その代償として、ヒト以外の霊長類は、関節可動域が狭く、結果として、手腕操作の柔軟性に欠ける (Reynolds, 1985; Schmitt, 2003)。ただし、四足歩行の霊長類でも、四肢にかかる負荷は、後肢と比較して前肢の方が小さく、前肢への負担が徐々に減る過程で、手腕の柔軟性が進化してきたのだと考えられている (Reynolds, 1985)。実験室内の研究においても、Christel and Billard (2002) が、ヒトとマカクザル (*Macaca mulatta*) の到達・把握運動の運動学的性質を比較し、マカクザルの運動軌道が、ヒトよりも誤差が大きく、それは肩の関節可動域から生じる形態学的制約であることを示している。

ヒトを含む霊長類の把握運動を考える上で、見逃すことのできないもう1つの点は、手という効果器の素材的性質である。ヒトを始め、多くの霊長類は把握の際、爪ではなく、柔らかい指を用いる (Cartmill, 1974; Hamrick, 1998)。多関節性の柔らかい指という特徴は、物体

の把握において利益がある。なぜなら、中枢からの詳細な運動指令がなくとも、把握対象の形状に合わせて包み込むように、手の布置が半ば自動的に定まっていくためである (Pfeifer, & Bongard, 2006; Pfeifer et al., 2006; 2007; 2014)。この事実は、本来中枢で計算すべき微細な運動制御を、抹消の効果器形態とその柔らかい素材特性に委ねているのに等しく、「形態学的計算 (morphological computation)」と呼ばれる (Hauser et al., 2011; Pfeifer, & Bongard, 2006)。形態学的計算の観点から、実際にヒトの把握運動、及びタコ (*Octopoda*) の腕運動を再現する工学的実験が行われており、柔軟な素材特性により、少ない計算資源から効率的に運動を実行できることが示されている (Nakajima et al., 2015)。

1.1.2 到達・把握運動における視覚性運動制御

ヒトを含む霊長類の到達・把握運動は、視覚に依存している (Caminiti et al., 1998; Elliott et al., 1988; Sarlegna, & Sainburg, 2009)¹。ヒトの到達・把握運動を考える上で、ヒトの主たる効果器である「手」が、主な感覚器である「眼」と、解剖学的に独立して配置されているのには大きな利点がある。なぜなら、運動させるべき手・腕を、頭部にある眼によって安定した視覚座標中に据えた状態で、対象物の外部座標に向かって、感覚座標系から運動座標系への変換を行うことができるからである。事実、霊長類の視覚皮質は、哺乳類の進化の過程で肥大化し、構造も複雑化していったことが指摘されている (Rosa, & Krubitzer, 1999)。

ヒトの視覚情報処理がいかに優れているとはいえ、その処理資源は有限である。ヒトの視覚性運動制御の研究では、運動空間座標中のいかなる情報を利用しているのかが盛んに問われてきた。ヒトは、視覚のみならず、固有感覚器 (proprioception) により、効果器の座標を逐次取得することができる (Graziano, 1999; Proske, 2005)。そのため、正確な運動を実現するためには、固有感覚で効果器座標を取得すれば十分であり、視覚はもっぱら到達・把握運動の対象の定位に用いられているという主張がある (Blouin et al., 1995; Elliott, 1988; Sarlegna, & Mutha, 2015; Sarlegna et al., 2003; Vercher et al., 1994)。その根拠になった研究として、Sarlegna et al. (2003) による、手元の視覚情報と到達対象の視覚情報の相対的な寄与についての、比較実験がある。Sarlegna らは、手元の視覚情報を遮断しても到達運動の運動誤差には影響しなかったが、到達対象の視覚情報を運動開始後に遮断すると、運動誤差が増大することを示した。一方で、手元の視覚情報が運動の正確性に寄与するという、反対の結果

¹ ヒトの運動制御の研究領域では、指を対象に指し示す指示運動 (pointing movement) という語を、到達運動とは区別して用いるが、本研究では両者を区別せずとも論旨は変わらないため、前肢を対象物に向かって移動させる運動をまとめて到達運動と呼ぶ。

を報告した研究もあり、運動中に参照される視覚情報は何かという問題は、いまだ議論がある (Bard et al., 1985; Carlton, 1981; Proteau et al., 2000; Spijkers, & Spellerberg, 1995)。視覚情報を操作した実験以外にも、固有感覚受容器に障害があっても、手の効果器座標を視覚的に捉えながら運動を遂行することで、健常者と同じ精度の運動を実現することができるという報告もある (Sarlegna et al., 2006)。従って、ヒトでは運動中に利用される視覚情報は固定的ではなく、運動の種類や制御様式によって、柔軟に変化するのかもしれない。

ヒトの到達・把握運動の視覚性運動制御に関して、検証されてきたもう 1 つの問題は、視覚情報が運動のどの時点まで利用されているのかという問題である。到達対象を注視し、その視覚座標から運動軌道や運動速度を計算する過程は、運動のプランニング (motor planning) と呼ばれる。本論文では、運動のプランニング後、運動開始から完了まで軌道修正を行わない制御様式をフィードフォワード運動制御 (feedforward motor control) と呼ぶ。一方、プランニングした運動を運動中に逐次修正しながら対象に到達する制御様式のことは、オンライン運動制御 (on-line motor control) と呼ぶ。

ヒトの到達運動には、フィードフォワード運動制御、及びオンラインの運動制御両方が備わっている (Johnson et al., 1996; Kalaska et al., 1997; Pouget, & Snyder, 2000; Wise et al., 1997)。オンライン運動制御は、急な外乱に対処する場合に、特に用いられる制御様式である (Diedrichsen, 2007; 2010; Sarlegna et al., 2004; Scott et al., 2015)。ただし、オンライン運動制御が機能する時間幅には制限があり、ヒトの場合、運動遂行中に運動の修正が可能な時間幅は、約 100-150 ms であると考えられている (Dimitriou et al., 2013; Franklin, & Wolpert, 2008; Reichenbach et al., 2014)。このようなオンラインの運動修正は、必ずしも随意的に行われるわけではないため、運動がオンライン運動制御下であるか否かは、随意運動/非随意運動の区別とは、必ずしも一致しないことには注意が必要である (Goodale et al., 1986; Serrin, & Spape, 2011)。例えば、Serrin and Spape (2011) による実験がある。Serrin and Spape は、画面上にランダムに動く球体を追跡する課題を用いた。この実験では、参加者は画面上で操作する円を、直接手元を見えないようにした状態のペンタブレットによって制御した。実験中に、操作円の移動方向に対し、 0° 、 20° 、 60° の回転をかけたところ、 20° 条件では、参加者は操作円に回転がかけられていたことを認識していなかった。それにも関わらず、運動の修正を参加者は行っており、正確な追跡運動が確認された。

移動する対象物への到達運動の視覚性運動制御は、manual interception と呼ばれる課題でも検討されている (Dubrowski et al., 2000; La Scaleia et al., 2015; Lee et al., 1997; Port et al., 1997)。移動する対象物にフィードフォワード運動制御に基づいて到達するには、運動のプ

ランニングの時点で対象物の進行方向を、予測する必要がある (Mrotek, & Soechting, 2007; Soechting, & Flanders, 2008)。このような、外界の現象を内的にシミュレーションし、未来の位置関係を予測するメカニズムは、内部モデル (internal model) と呼ばれる (Zago et al., 2009)²。対象物の進行方向の予測には、対象物の向かう方角 (Mrotek et al., 2004)、軌道の曲率 (Soechting, & Flanders, 2008)、速度 (Mrotek, & Soechting, 2007) が用いられている一方、加速度は用いられていない (Brouwer et al., 2002) など、予測のための手がかりが選択的に取得されている。ヒト以外では、対象物の進行方向の内部モデル構築が、トンボ (*Platthemis lydia*) の捕食行動でも用いられていることが判明している (Mischiati et al., 2015; Lin, & Leonardo, 2017)。哺乳類では、コウモリが昆虫の追跡捕食運動において、将来の位置を予測しながら対象を追跡することが報告されている (Fujioka et al., 2016)。

オンライン運動制御に基づく対象物の捕捉メカニズムには、対象物の動きに合わせて自身の運動を逐次修正していくメカニズム以外に、一定航路法 (constant bearing) というメカニズムが提案されている (Nahin, 2012)。一定航路法は、自身の進行方向ベクトルと対象物の進行方向ベクトルのなす角度を一定にすることで、対象を追尾する方法である。この方法は、捕捉対象物を、捕捉者の網膜座標上の一定の位置に保てさえすれば追尾が可能なため、対象物の移動方向の予測を必要としない。加えて、この追跡方向は捕捉する側に有利な点がある。被捕食者の視点からすると、常に一定角度から捕捉者が迫ってくるため、捕捉者の動きが検知しづらく、カモフラージュの役目も果たしている (Justh, & Krishnaprasad, 2006; Reddy et al., 2006)。Kane et al. (2015) は、タカ (*Accipiter gentilis*) が捕食を行う際に、一定航路法を利用していることを報告した。彼らは、タカの頭部にカメラを取り付け、飛行中のオプティカルフローから網膜像を推定した。結果、標的であるウサギは、絶えず逃避行動を続けていたにも関わらず、捕食成功時のタカの推定網膜座標上では、捕食対象が常に一定の位置に保たれていたことが判明した。タカの捕食行動以外にも、コウモリの捕食 (Ghose et al., 2006; Ghose et al., 2009)、ハエの捕食 (Fabian et al., 2018)、ヒトの歩行追跡運動 (Fajen, & Warren, 2004) においても、一定航路法が用いられているという報告がある。ただし、通常のオンライン運動制御、一定航路法、内部モデルによる対象物の移動方向の予測は、いずれも互いに排他的なメカニズムではないため、対象物の運動に応じたメカニズムの選択や、複数のメカニズムの併用の可能性が考えられる。例えば、トンボは一定航路法と内部モデルと

² 運動制御の計算論モデルにおいては、内部モデルという語は、運動入力 of 帰結を予測する「順モデル (forward model)」と、運動の帰結から最適な入力を推測する「逆モデル (inverse model)」の総称として用いられることが多い。しかし、順モデル、及び逆モデルの峻別や、その機能を調べることは本論文の射程から外れるため、その点に関しては議論しない。

併用している可能性がある (Combes et al., 2012; Olberg, 2012)。複数の追跡メカニズムの比較を行った研究は少ないが, Fabian et al. (2018) は標的の位置に応じて追従する単純なオンライン運動制御 (単純追跡; pure pursuit) と, 一定航路法の比較検討を行った。両追跡メカニズムについてモデル比較解析が行われた結果, 一定航路法が採択された。本論文でも, 研究 2 にて, カラスの移動標的への到達運動を分析することを通じて, 鳥類の運動制御様式について検討する。

1.1.3 到達・把握運動の神経メカニズム

到達・把握運動には, 身体近傍の空間を視覚, 及び体性感覚で符号化する多感覚情報処理が関与している。前部頭頂間溝 (anterior intraparietal sulcus; AIP) には, 手の把握形状を符号化したニューロンが存在する (Murata et al., 2000; Sakata et al., 1995)。内側頭頂間溝 (medial intraparietal sulcus; MIP) には, 到達運動の方位を符号化したニューロンが見つかった (Andersen, & Buneo, 2002)。これらの領域は視覚と体性感覚両方の入力が存在する (Seltzer, & Pandya, 1980)。AIP, MIP はそれぞれ前運動野 (premotor cortex) の腹側部, 及び背側部に選択的に投射され, 到達運動と把握運動の感覚運動変換に関与している (Cisek, & Kalaska, 2005; Davare et al. 2011; Murata et al., 1997; Raos et al., 2006; Rizzolatti, & Luppino, 2001)。ただし, 一部の到達運動関連ニューロンは手の形状に応じて応答性が変化すること, 並びに, 背側前運動野にも把握運動関連ニューロンが見つかったことから, 到達運動と把握運動は, 独立した経路を形成しつつも, 互いに相互作用していることが示唆されている (Davare et al., 2011)。前運動野は一次運動野 (primary motor cortex; M1) に投射しており, 一次運動野が主な運動出力を行う。一次運動野の損傷は, 典型的には運動の速度, 及び正確性の下落や, 筋力の低下といった運動障害を引き起こすことが知られている (Hoffman, & Strick, 1995; Savidan et al., 2017)。

一次運動野は, 一次体性感覚野 (primary somatosensory cortex; S1) から体性感覚の入力も受けている (Pavlidis et al., 1993)。S1 からの情報入力は, 感覚フィードバックを利用した運動学習に必要であることが, 齧歯類を用いた力場順応課題, 及び到達運動課題から判明している (Faraji et al., 2013; Mathis et al., 2017)。運動学習の生起メカニズムとして, S1 への継続的な電気刺激は, M1 において長期増強 (long term potentiation; LTP) を引き起こすことが報告されている (Keller et al. 1990; Sakamoto et al., 1987)。LTP とは, シナプス結合のある 2 つの神経細胞が同時発火を繰り返すことで, 信号伝達効率が変化する現象である (Cooke, 2006)。S1-M1 回路に見られる LTP は, 神経細胞間のシナプス伝達強度の上昇を引き起こ

するため、運動学習の内容の保持に関連する神経可塑性を担っていると考えられている (Iriki et al., 1989)。

このような神経可塑性の分子メカニズムとして、脳由来神経栄養因子 (brain-derived neurotrophic factor; BDNF)、及びその受容体である *trkB* の関与が示されている (Fritsch et al., 2010; Klintsova et al., 2004)。BDNF は樹状突起の分岐や、シナプスの形成といった神経の可塑性に関与している液性タンパク質として知られている (Poo, 2001)。そのメカニズムとして、BDNF が継続的な神経活動に呼応して、電位変化が生じた樹状突起スパイン (dendritic spine) 内限局的に、自律的に長時間産生され続けることが報告されている (Harward et al., 2016)。産生された BDNF が *trkB* 受容体結びつくと、抑制性伝達物質である GABA の受容体である GABAA 受容体の機能を阻害し、結果的に LTP を促進する (Tanaka et al., 1997)。BDNF は、記憶課題時に海馬で産生されることが報告されている (Hall et al., 2000)。Korte et al. (1996) はマウスで BDNF 遺伝子を欠損させると、海馬 CA1 領域での LTP が弱化されることを示した。彼らの研究では、ウィルスベクターにより BDNF 遺伝子を再導入すると LTP が通常のレベルに回復することから、BDNF が LTP の出現に重要な役割を持つと結論づけられている。

M1 から手の抹消運動ニューロンへの接続には、運動野から脊髄に直接投射を行う皮質脊髄路 (corticospinal tract)、並びに大脳基底核-脳幹核を経由する錐体外路 (extrapyramidal tract) という 2 つの経路が存在する。進化的には、ヒトは他の哺乳類と比較して、相対的に皮質脊髄路が占める割合が高い (Welnarz et al., 2017)。皮質脊髄路には、さらに背側路と腹側路の 2 つが経路がある。特に腹側路は、霊長類のみに存在する経路であり、巧みな運動に関与していると考えられていた (Lemon, 2008)。しかし、近年、発達初期段階では、マウスにも腹側経路が形成されているが、発達に伴い消失することが明らかになっている (Gu et al., 2017)。すなわち、腹側路は霊長類において進化した経路ではなく、少なくとも哺乳類の進化において保存された経路である可能性が高い。ヒト以外では発達初期段階で腹側路が消失するが、ヒトではその消失メカニズムが発生段階で抑制されることにより、この経路が保たれる (Gu et al., 2017)。

1.1.4 採餌行動の特殊事例としての道具使用

道具使用による採餌は、対象物に到達するのに際して、自身の効果器ではなく、外的な物体を用いる特殊な採餌行動である。道具使用は、かつては「ヒトをヒト足らしめる特異な行動」として認識されていたが、現在は昆虫から霊長類まで幅広い種で見られる採餌行動

として理解されている (Oakley et al., 1949; Shumaker et al., 2011)。しかし、動物の道具使用は、その希少さから動物研究者の興味を常に惹いてきた (Hunt et al., 2013)。道具使用の定義には、これまで多くの提案があった (Alcock, 1972; Amant, & Horton, 2008; Beck, 1980; Goodall, 1970)。比較的最近の定義としては、「自由に操作可能な外的物体 (道具) の制御を実行することで、(1) 他の物体、物質、表面や媒質 (標的としての道具使用者や他の生物) の物理的属性を、動的、機械的な相互作用によって、変容させること (2) 道具使用者と環境、あるいは環境と他の生物との間の、情報の流れを媒介すること (Amant, & Horton, 2008)」が提案されている。この「自由に操作可能な外的物体」とは、身体に付着してない状態を指す。つまり、義手・義足はこの定義では道具には含まれない。本論文における道具使用の定義は、Amant and Horton (2008) に準ずることとする。

道具使用はヒトの技術発展、文化進化とも密接に関わっている。道具使用は、チンパンジー (*Pan troglodytes*) を始め、大型類人猿において比較的多く見られるため、ヒトの進化において獲得された行動形質というよりも、共通祖先から共有されていた形質であると考えられる (Ambrose, 2001; Matsuzawa, 2008)。Homo 属としてのヒトの道具使用は、少なくとも 250 万年前から始まっていたことが、エチオピアで発掘された石器から判明している (De Heinzelin et al., 1999; Semaw, 2000)。この石器は *homo habilis* が用いており、オルドワン石器と呼ばれる。オルドワン石器は、他の大型類人猿の道具と大きくは変わらず、ヒト道具使用の技術的革新とはみなされていない (Wynn, 1991)。石器の技術革新としてしばしば挙げられるのは、150 万年ほど前に出現した *homo erectus* のアシュリーアン石器である。アシュリーアン石器は、オルドワン石器と比べると、形状に左右対称性や、サイズの標準化が見られる (Ambrose, 2001)。これらの道具の発展に伴う効率的採餌は、肥大化したヒトの脳の維持を助けていたと考えられる。事実、霊長類では、道具使用や社会的学習能力と脳体積の間で正の相関が報告されている (Reader, & Laland, 2002)。ただし、道具の精巧さは 150 万年かけて緩慢に変化していったことを鑑みると、道具使用が脳の肥大化を促進したというよりは、脳の肥大化の結果、道具の精緻化が進んだ可能性が高い。

道具はしばしば、「身体の延長」と表現される (Iriki, & Maravita, 2004)。身体の延長として巧みに道具を操作するには、道具を安定に把握することが可能な効果器が必要である。故に、ヒトの道具使用は、手の形態学的進化とも関連づけられて論じられる (Marzke, 2013)。事実、拇指対向性を始め、物体の安定把握を実現するよう進化したヒトの手は、道具の把握も容易に行える構造となっている (Napier, 1961)。加えて、前述した通り、ヒトの手は素材的な柔軟性を有しており、把握の際に自動的に、対象物に合わせて変形する (Pfeifer, &

Bongard, 2006)。すなわち、ヒトの手は、対象物の形に合わせた把握形状を実現するのに、煩雑な計算を要さず、道具と手の接続点を安定に繋ぐことが可能である。この点は、後述する鳥類の道具使用とは大きく異なる特徴である。

道具使用の神経基盤には、頭頂間溝、側頭頭頂結合部 (temporo-parietal junction)、角回 (angular gyrus) といった多感覚性の脳領域が関与している (Johnson-Frey, 2003; Moll et al., 2000; Obayashi et al., 2000; 2001; Tomasino et al., 2012)。神経生理学的観点からは、道具使用の訓練により、符号化される身体近傍領域が変容することが明らかになっている (Iriki et al., 1996; Maravita, & Iriki, 2004)。Iriki et al. (1996) は、マカクザルに熊手状の道具で餌を取得する道具使用訓練を施し、訓練以前と以後で頭頂葉のニューロンを記録した。頭頂葉の一部のニューロンは、身体近傍空間を視覚、体性感覚両感覚について符号化していることが知られている (Huang et al, 2012; Macaluso, 2006)。Iriki et al. (1996) の結果では、訓練以前は手、腕付近の空間を符号化していたニューロンが、道具使用の訓練後には、道具近傍の空間も符号化するに至った。このような身体表象の変容は、身体スキーマの可塑性として捉えられている (Maravita, & Iriki, 2004)。身体スキーマとは、「行為に利用される身体表象」として定義されている (Hoffmann et al., 2010)。

道具使用による身体スキーマの拡張は、ヒトの道具使用に関する行動実験においても報告されている (Cardinali et al., 2009; 2011; 2012; Sposito et al., 2012)。Cardinali et al (2009) は、マジックハンドにより物体を把握する課題を用いた。参加者はマジックハンドの訓練前後、道具を用いず、自身の手で物体への把握を行った。運動学的な解析の結果、道具使用訓練後の把握運動では、手を開けるまでの潜時が上昇することが判明した。この結果は、マジックハンドの使用による腕の身体スキーマの可塑的变化として、解釈されている。実際に、腕の長さを回答する心理物理学的計測を行ったところ、道具使用後、腕の長さが道具使用訓練以前よりも、長く知覚されていたことが判明した。このような道具使用の身体スキーマの変容には、視覚のみならず、触覚的なフィードバックが必要であることが、後続の研究で明らかになっている (Cardinali et al., 2011)。道具使用は、身体スキーマ以外に、知覚にも影響することが報告されている (Bloesch et al., 2012; Bourgeois et al., 2014; Osiurak et al., 2012; Witt et al., 2005)。Witt et al. (2005) の研究では、参加者は道具使用の前後で、対象物までの距離を見積もる課題を遂行した。結果、道具使用後、距離知覚が短くなることが判明した。この結果は、道具使用により一時的に到達運動が可能な身体近傍空間が拡張したためであると解釈されている。道具使用により、パーソナルスペースの範囲が広がるという報告もある (Berti, & Frassinetti, 2000; Canzoneri et al., 2013)。

以上のような身体表象の拡張のメカニズムとして、前述した神経栄養因子である BDNF タンパクの関与が示されている (Ishibashi et al., 2002a; 2002b)。Ishibashi et al. (2002a) は、マカクザルに 12 日間の道具使用訓練を施した後、in situ hybridization 法で mRNA 発現を定量化した。その結果、道具使用訓練後、頭頂間溝にて BDNF の発現量が上昇することが見出されている。本論文でも、研究 4 において BDNF タンパクに着目し、鳥類運動学習の神経可塑性を検証する。

1.2 鳥類の採餌運動

1.2.1 鳥類における到達・把握運動としてのついでばみ運動

1.1 節では、霊長類の到達・把握運動制御とは、眼から安定して入力される視覚情報に基づいて、眼とは独立した位置にある効果器である手・腕の座標を対象物座標に変換していく過程であると述べた。しかし、このような到達・把握運動の感覚運動制御は、種間で同一ではなく、進化の産物としての動物種の感覚器、及び効果器の相対的位置、並びにその形態に応じて異なった制御メカニズムとなっているはずである。鳥類の到達・把握運動は「ついでばみ運動 (pecking)」である (Deich et al., 1985; Delius, 1985; Klein et al., 1985)。鳥類のついでばみ運動における効果器である「クチバシ」は頭部に配置されているため、頭部の運動に伴って、視覚世界が大きく変動する。従って、鳥類のついでばみ運動は、霊長類の到達・把握運動のように安定した視覚座標中で遂行することはできない。ついでばみ運動は、このような身体的制約を克服しなければならないため、霊長類とは機能的に類似する運動ではあるものの、その感覚運動制御メカニズムは大きく異なっていることが予想される。

鳥類のついでばみ運動は、これまで主にハト (*Columba livia*) を用いて検討されてきた (Delius, 1985)。ハトのついでばみ運動は、ついでばみ対象の直前で頭部を静止させる「固視 (fixation)」から始まり、頭部の到達運動、クチバシの開閉による把握運動、及びそれに続く餌の嚥下運動により構成される (Delius, 1985)。ついでばみ運動は、極めて定型的な運動であるため、かつては生得的な固定的活動パターン (fixed action pattern) であると考えられていたこともあったが、細かな運動パターンが対象物、及び身体の体勢によって変動する点、及び運動のトポグラフィに学習可塑性が存在する点から、ついでばみ運動の固定的活動パターン説は否定されている (Hörster et al., 2002; Zeigler et al., 1980)。

1.2.2 ついばみ運動のフィードフォワード運動制御仮説

ハトは到達運動開始後、目を閉じるため、運動中に視覚を介して運動を制御することはないと考えられている (LaMon, & Zeigler, 1984; 図 1.1a)。従って、ハトのついばみ運動は、運動中に視覚性制御を行わない、フィードフォワードな運動制御に基づいていると主張されている (Deich, 1985, LaMon, & Zeigler, 1984)。感覚性運動制御は、固視の時点の餌の視覚的定位、並びに、餌を把握した後に、体性感覚に基づいて喉に餌を運ぶクチバシ・舌の操作に留まっている。ハトは、地上に散在する種子や実などの静止した餌を取得する地上採餌性の動物であるため、ついばみ運動中の制御様式は、フィードフォワード運動制御で十分なのかもしれない。小動物などの動く対象を捕食するフクロウでも、ついばみ中の閉眼反応が報告されているが、フクロウは捕食の際、対象の捕食にクチバシではなく足を使うため、ハト同様、頭部運動中の視覚性運動制御の必要性が低い (Wagner, & Schaeffel, 1991)。これらの種で見られる閉眼反応の機能的意義は、いまだ明らかにされていないが、餌を弾いてしまった際に眼を守る機能があると考えられている (LaMon, & Zeigler, 1984)。

ハトなどに見られる、閉眼を伴うついばみ運動は、運動中の視覚情報を利用できないながらも、空間的にも時間的にも正確かつ安定に制御されている。ヒトの把握運動に見られる対象物サイズと対応した正確な手の開け幅調節は、ハトのついばみにも同様に見られる (Klein et al., 1985; LaMon, & Zeigler, 1984)。クチバシを開けるタイミングも安定しており、

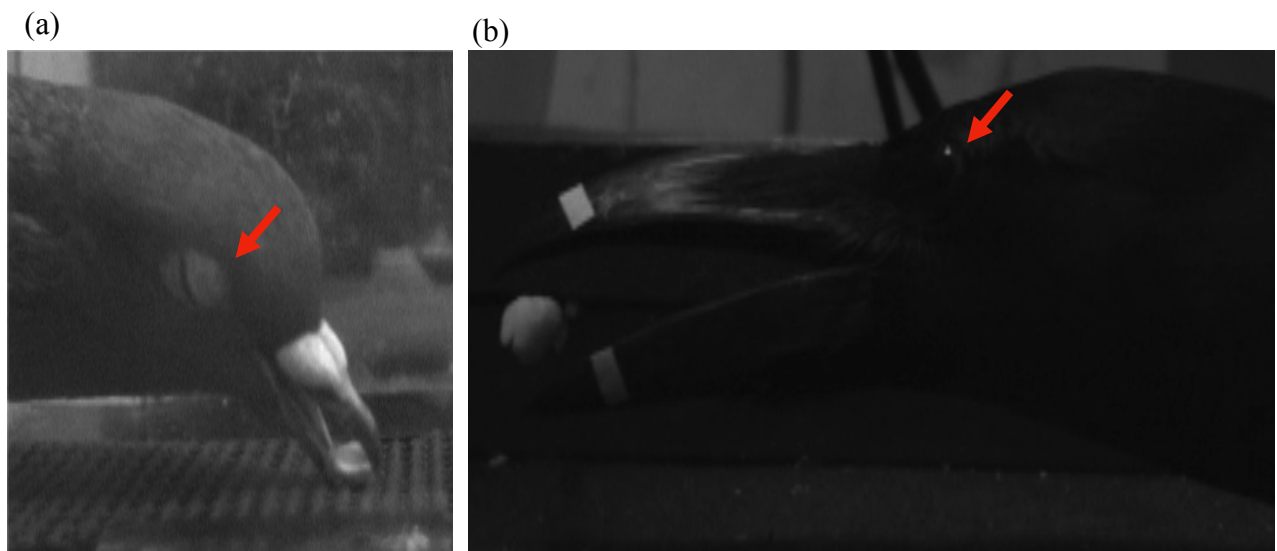


図 1.1 ついばみ運動中の開眼・閉眼反応。(a) ハトはついばみ運動開始とともに眼を閉じる反応を行う。典型的には、餌に到達するときにはほぼ完全に閉眼する。(b) カラスはついばみ運動開始から完了まで、眼を開け続ける (松井, 2016)。

餌に接触する直前 50 ms 前後である (Deich et al., 1985)。このような正確かつ安定した運動を実現にするには、運動開始以前、すなわち固視の段階で運動のプランニングを行う必要がある (Goodale, 1983; Theunissen et al., 2017)。すなわち、固視には、ついでみ対象の物体の大きさや距離から、運動のプランニングを行う注視機能があると考えられている。事実、固視から到達運動を遂行し始めた後は、頭部を餌とは逆方向に交代させることはない (Zweer, 1982)。Theunissen et al. (2017) は、ついでみの対象物が小さくなるほど、固視の持続時間は長くなることを報告した。長時間の固視は、小さい対象物に対する正確なついでみ運動に要するプランニング時間の長さを反映した結果であると解釈されている。生理学的にも、外側、背側に 2 箇所存在するハトの網膜中心窩において、背側の中心窩が、固視の時点で下方 10° に投射すること、及び、前方視の視力が標的物との距離が 10 cm を越えると急激に悪化することから、近距離の注視機能を担っていると考えられている。(Hayes, & Holden, 1993; Nalbach et al., 1983; Rounsley, & McFadden, 2005)。前方視を遮断すると、ついでみ運動の到達位置が不正確になることから、固視の注視機能説は支持されている (Jager, & Zeigler, 1991)。

ハトのついでみ運動中の閉眼反応とは対照的に、ハシブトガラスはついでみ運動中、眼を開け続ける (松井, 2016; Matsui, & Izawa, 2017; 図 1.1b)。ガラスは果物などの静止物を採食するだけでなく、小動物や昆虫などの動く対象も捕食する採餌生態を持つ (鈴木, 2002)。そのような雑食性の捕食者種では、ついでみ運動に伴う視覚世界の変動という、身体的制約を克服し、オンライン運動制御メカニズムを備えていることが想定される。そこで本論文研究 1 では、ハト、ガラスのついでみ運動に視覚外乱を加えることで、ハトのフィードフォワード運動制御仮説を再検討するとともに、ガラスのオンライン運動制御仮説の検証に取り組む。

1.2.3 ついでみ運動の神経メカニズム

我々ヒトの効果器である手の指先が、体性感覚に優れているのと同様に、鳥類のクチバシには体性感覚受容体が分布している (Gottschaldt, & Lausmann, 1974)。クチバシの受容体は複数のサブタイプに分かれており、機能分化が存在すると指摘されている。代表的なのは Grandry 小体と Herbst 小体である。Grandry 小体はクチバシの表層部に密に分布しており、運動の速度の検出に寄与していると考えられている一方、Herbst 小体は振動刺激に対して反応性を有していると報告されている (Gottschaldt, & Lausmann, 1974; Hörster et al.,

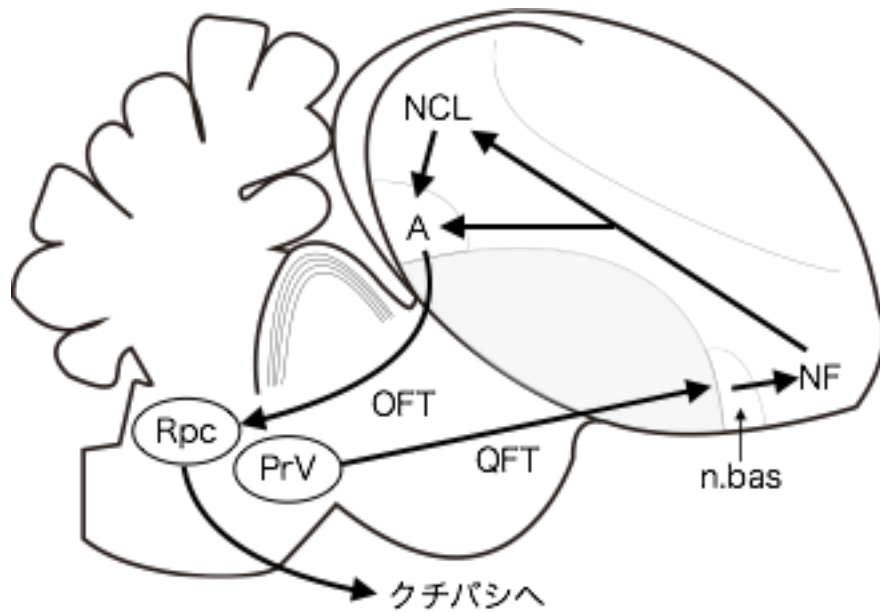


図 1.2 クチバシの感覚運動制御回路。Wild et al. (1984) を改変。PrV, principle trigeminal 核; QFT, quinto-frontal tract; n.bas, basorostralis 核; NF, frontal nidopallium; NCL, caudolateral nidopallium; A, arcopallium; OFT, occipitomesencephalic tract; Rpc, 脳幹網様体

1983)。ヒトの手と同様、受容体の分布はクチバシ上で均一ではなく、先端部に集中しており、クチバシ先端で環境を探索するのに役立てられている (Pettigrew, & Frost, 1985)。

中枢レベルのクチバシの感覚運動回路を図 1.2 を示す。抹消のクチバシ体性感覚受容体は、三叉神経を通じて脳幹の principal trigeminal 核 (PrV) に投射される (Berkhoudt et al., 1981; Dubbeldam et al., 1981; Wild et al., 1984; Witkovsky et al., 1973)。PrV からは quinto-frontal tract と呼ばれる神経繊維束を通じて、大脳の basorostralis 核 (n.bas) に投射される (Kuenzel, 2007; Wild et al., 1984)。解剖学的見地からは、n.bas は視床を介さずに脳幹から直接連絡されている点に特色がある (Schall, 1986)。n.bas は大脳の前基底部に位置し、nidopallium と呼ばれる領域の一部である。n.bas は隣接する frontal nidopallium を経由し、caudolateral nidopallium, 及び arcopallium に投射する (Wild et al., 1984; Wild & Farabaugh, 1996)。arcopallium からは、occipitomesencephalic tract を通じて、脳幹網様体へ投射し、最終的にはクチバシ操作に関与する顎の運動ニューロンへ接続している (Wild et al., 1984)。arcopallium からの運動出力は両側から投射があるが、ついでみ運動は左半球優位である (Güntürkün, O., & Kesch, 1987; Ocklenburg, & Güntürkün, 2012)。この側性化は、左 arcopallium が、交連部を介した左右の arcopallium の相互連絡を通じて、右 arcopallium を抑制することを通じて実現している (Letzner et al., 2016; Xiao, & Güntürkün, 2018)。クチバシの制御に

は、開口には2つ、閉口には5つの筋肉が関与しており、1つを除いて三叉神経系が神経支配している (Kuenzel, 2007; Wild et al., 1984)。

N.bas は、クチバシの体性感覚に関する一次感覚野として機能している (Schall, & Delius, 1986; 1991; Schall et al., 1986)。N.bas にはクチバシと口腔内の体部位再現性が存在することが、複数の種で報告されている (カモ, *Anas platyrhynchos*: Berkhoudt et al., 1981; セキセイインコ, *Melopsittacus undulatus*: Wild et al., 1996; フクロウ, *Tyto alba*: Wild et al., 2001; ハト: Witkovsky et al., 1973)。N.bas 以外の体性感覚野として、大脳の上部にある frontal hyperpallium を挙げることができるが、この領域の神経細胞 (ニューロン) はクチバシの触覚刺激に対して反応せず、脚、羽、胴体などの身体部位を符号化している (Funke, 1989)。体性感覚野としての n.bas の (神経) 情報処理上の特徴としては、刺激から活動電位が生じるまでの潜時が 3-8 ミリ秒と非常に短い点が挙げられる (Schall, & Delius, 1986)。これは、先ほど述べたように、n.bas が視床を介さず、脳幹 PrV から直接投射を受けており、シナプスの乗り換えが少ないためである。

N.bas がクチバシの体性感覚を担っている点は、種間で共通するが、種によってはクチバシ以外の体部位が表現されていることがある。例えば、ハトの n.bas はクチバシと口腔内のみの体性感覚を符号化している一方、セキセイインコ、及びフクロウでは、全身の体部位再現がなされている (Wild et al., 1997; 2001)。N.bas は体積においても、種間で変異が見られる。n.bas、及び PrV の体積は、採餌がクチバシの体性感覚に依存している種において、肥大化が見られる。N.bas の肥大化が著しい種としては、カモ、シギ科 (*Scolopacidae*)、キーウィ (*Apterygidae apteryx*) が知られている (Cunningham et al., 2013; Dubbeldam, & Visser, 1987)。例えば、夜行性のキーウィは、地中の昆虫やミミズを捕食するが、クチバシ先端部の体性感覚に依拠し、餌を探索する (Cunningham et al., 2007)。従って、鋭敏な体性感覚は、採餌行動への適応であると考えられている。

N.bas が採餌行動に関与していることは、行動神経科学的にも検証されている。N.bas を微弱電気刺激すると、ついでみの運動パターンが出現する (Delius, 1971; Lindenblatt, & Delius, 1988)。N.bas は、物理的接触による触覚刺激に反応するのみならず、頭部の傾きや加速度検出などの固有感覚、平衡感覚も司っていると考えられている (Manni, Bortolami, & Azzena, 1965; Schall, 1987; Schall, & Delius, 1986; Schall et al., 1986)。Arcopallium は運動出力部に相当する領域であるため、n.bas-arcopallium の神経回路が、ついでみ運動の感覚運動制御に関与していると考えられる。実際に、n.bas を損傷すると、ついでみ運動の採餌効率が低下することが判明している (Jäger, 1990; Wynne, & Delius, 1996; Salzen et al.,

1975; Zeigler, & Karten, 1973; Zeigler et al., 1975)。N.bas に体性感覚情報を送っている PrV の損傷も同様に、採餌効率の低下を引き起こす (Zeigler, & Karten, 1973; Zeigler, et al., 1969)。PrV に接続している末梢の三叉神経を切断すると、クチバシの閉口反応が鈍くなる (Bermejo, & Zeigler, 1999; Miller et al., 1978; Zeigler, 1973)。これらの研究から、ついでみ運動には、対象物に衝突した際の体性感覚のフィードバック、及びクチバシ開閉の固有感覚が利用されていることが推察される。

N.bas がついでみ完了直後の体性感覚フィードバックを取得していることは、Schall et al. (1991) の損傷実験から明らかになっている。Schall et al. (1991) は、ハトを対象に振動刺激の弁別課題を用い、n.bas を損傷すると、弁別能力が低下することを見出した。一方で、n.bas 損傷は色刺激の弁別には影響しなかったため、学習能力そのものの障害ではないことも判明した。これらの結果から、PrV—n.bas 経路はクチバシに分布する機械受容体から体性感覚情報を伝達し、ついでみ運動の感覚性制御に関与していることが示唆される。感覚情報を運動出力に変換する部位は arcopallium であると考えられている。しかし、n.bas から arcopallium への神経連絡の中継核である frontal nidopallium の機能はいまだ明らかではない。

Frontal nidopallium は内側部、中間部、外側部でそれぞれ受け取っている感覚情報が異なる。これらの3領域は、細胞形態上は均質であるため、細胞体を非選択的に染め出すニッスル染色切片から分類することはできないが、神経連絡、含有神経伝達物質、及び遺伝子発現パターンから、それぞれ異なった機能を有していると考えられる (Durstewitz et al., 1999; Husband, & Shimizu, 1999; Kröner, & Güntürkün, 1999; Wild et al., 1984; Yamamoto, & Reiner, 2005)。これらの中で、n.bas から体性感覚情報の入力を受けているのは中間部である (Wild et al., 1984)。Frontal nidopallium 中間部は、運動出力を担う arcopallium の他、caudolateral nidopallium に投射している (Wild et al., 1984)。Caudolateral nidopallium は作動記憶課題や、go/no-go 課題の遂行、数認知などに関与しており、霊長類の前頭前野 (prefrontal cortex) と機能的類似性が指摘されている (Ditz, & Nieder, 2015; Güntürkün, 2005; Hartmann et al., 2018; Nieder, 2017)。採餌場面においては、この領域が損傷されると、単位時間当たりのついでみ回数が増加することから、行動の抑制に関与している可能性が示唆されている (Jäger, 1990)。Frontal nidopallium 外側部は視覚性の投射を受けている (Husband, & Shimizu, 1999)。脊椎動物の視覚系は、大きく分けて中脳系と視床系に分類できるが、frontal nidopallium 外側部は、両視覚系が合流する視覚の最高中枢であると考えられている (Husband, & Shimizu, 1999)。Frontal nidopallium 外側部の機能は、詳しくは判明していない

が、遅延見本合わせ課題中に活動することから、視覚性ワーキングメモリーとの関連が示唆されている (Johnston et al., 2017)。Nidopallium 内側部は辺縁系の一部をなしている (Yamamoto, & Reiner, 2005)。こちらでも詳しい機能は判明していないが、扁桃体や、視床を介して内受容感覚核と連絡しているため、情動反応に関与しているのではないかと考えられている (Arends et al., 1988; Atoji et al., 2006; Wild, 1987a)。

1.2.4 鳥類の道具使用: 身体的制約を克服した特異な採餌行動

鳥類の道具使用は、クチバシ運動制御の身体制約を克服した巧みな感覚運動制御として、捉えることができる。ニューカレドニア島の固有種であるカレドニアガラス (*Corvus moneduloides*) は、道具使用を行う鳥類の代表例である (Orenstein, 1972; Hunt, 1996)。カレドニアガラスは固い植物の葉や、木の枝を棒状に整形することで道具を製作し、朽ち木に潜むカミキリムシの幼虫 (*Agrianome fairmaire*) を釣り上げる (Hunt, 1996; Hunt, & Gray, 2002; Klump et al., 2015)。カレドニアガラスは、初めて呈示された棒状の針金を、フック状に加工し、クチバシでは届かない円筒の底に置かれた餌を取得することが報告されている (Weir et al., 2002)。それに後続する研究では、逆に半円状の針金を伸ばし、曲がっている状態では届かない場所に置かれた餌の取得が可能であることが示された (Weir, & Kacelnik, 2006)。これらの研究から、道具の加工は目標達成に必要な道具の機能性に基づき、遂行されていると考えられる。道具の機能性の理解は、カレドニアガラスが適切な長さの道具を、必要に応じて選択することができることから示されている (Chappell, & Kacelnik, 2002)。カレドニアガラスの道具使用は典型的には幼虫の捕食に用いられるが、溝に逃げ込んだトカゲを追い出すためにも道具を用いるという、文脈に合わせた柔軟性を備えていることも報告されている (Troscianko et al., 2008)。

カレドニアガラス以外にも、野生下で道具使用を行う鳥類種は複数存在する。キツツキフィンチ (*Camarhynchus pallidus*) は、カレドニアガラスと同様、木の枝を用いて木の内に潜む昆虫を捕食する (Tebbich et al., 2002)。エジプトハゲワシ (*Neophron percnopterus*) は、石をハンマーのように用いて卵を割る (Thouless et al., 1989; Van Lawick-Goodall, & van Lawick-Goodall, 1966)。一件の事例報告ではあるものの、チビオガラス (*Corvus rhipidurus*) でも同様の報告がある (Andersson, 1989)。ヤシオウム (*Probosciger aterrimus*) は、一部の個体群が道具によりリズム音を発生させる行動を示す (Heinsohn et al., 2017)。ハワイガラス (*Corvus hawaiiensis*) は、野生個体は既に絶滅したものの、飼育個体が訓練なしに棒状の道具を用いて餌を取得可能である (Rutz et al., 2016)。

野生下では道具を用いない鳥類種でも、訓練により道具使用が可能になる学習可塑性が存在することも報告されている。例えば、シロビタイムジオウム (*Cacatua goffiniana*), 及びミヤマオウム (*Nestor notabilis*) は、棒状の道具を製作・使用する (Auersperg et al., 2011; 2012; 2016)。ミヤマオウムについては近年、実験室で訓練せずとも、自発的に道具使用を学習し、行うことが野外実験にて報告されている (Goodman et al., 2018)。Kanai et al. (2014) はハシブトガラス (*Corvus macrorhynchos*) を用いて、L 字状の道具によりプラットホーム上の餌を取得する学習実験を行った。道具使用の学習後、プラットホーム前部に不透明なパネルを取り付け、視覚情報を遮断したところ、道具軌道が散逸することが判明した。従って、ハシブトガラスは「単に道具を振ること」を学習したのではなく、視覚により道具軌道を制御していたと考えられる。しかし、道具軌道の分散は広く、カレドニアガラスの道具使用の安定性には遠く及ばなかった。これらの結果は、ハシブトガラスにも道具使用を行うための視覚性運動制御メカニズムが備わっている一方、精緻な道具使用は難しいことを示している。その理由の 1 つに、道具を把握するクチバシ形態の関与が考えられる。ハシブトガラスの湾曲したクチバシでは、道具を安定把握し、使用することが困難であったのかもしれない。

鳥類の効果器であるクチバシは、道具使用においても感覚運動制御上の制約として働いていると考えられる。鳥類のクチバシは、硬いエナメル質で形成されているため、霊長類の手と比べて、素材的な柔軟性に欠ける。この点は、霊長類の手が柔らかく、形態学的計算を利用し、効率的に物体を把握できるのとは対照的である。道具使用には、到達・把握運動と同様の問題も孕んでいる。道具使用は視覚に依存した運動であるが、鳥類のクチバシと眼は頭部で一体になっており、道具の操作に合わせて視野も変動する (Martinho et al., 2014)。上記の議論を整理すると、問題は「カレドニアガラスは硬いクチバシで、いかに道具をクチバシと安定一体化しているのか」及び「眼とクチバシが頭部で一体になっている身体構造で、いかに道具先端と物体の位置関係を視覚的にマッピングしているのか」という 2 点である。

Rutz and Clair (2012) は、カレドニアガラスが他のガラスよりも、比較的平坦なクチバシを有していることを観察的に記述している。この形態は道具の安定一体化に寄与していることが予想されているが、これまで定量的な検討は加えられてこなかった。本論文の研究 5 では、カレドニアガラスのクチバシ形態を他種ガラスと比較し、その形状変異を定量評価する。第二の点については、カレドニアガラスの両眼視野範囲を他種と比較することで検討されている (Troschianko et al., 2012)。Troschianko et al. (2012) は、カレドニアガラスを含む 5

種のカラスの両眼視野範囲を計測したが、カレドニアガラスの両眼視野範囲は 60° 以上である一方、他のカラスは $30-50^{\circ}$ 程度と、視野範囲に大きな違いが見られた。実際に、これまで両眼視野範囲計測がなされてきた種の中で、カレドニアガラスは最も広い視野範囲を有していることが判明している (Martin, 2014)。鳥類における両眼視野範囲は、立体視による奥行き知覚というよりはむしろ、前方視への依存度により決まると考えられている (Martin, 2009)。事実、Martinho et al. (2014) はカレドニアガラスの道具使用中の視野の使い方を計測したが、カレドニアガラスは道具先端を片眼で捉えながら、道具を操作することが見出された。つまり、カレドニアガラスは、眼が頭部の前方に配置されており、クチバシで把握した道具が前方視野に収まるような頭部形態をしていると考えられる。

道具使用の進化は、脳の肥大化とも結びついている。ヒトの脳体積が哺乳類の中で群を抜いているのと同様に、鳥類でも、カラス属、オウム属は鳥類種の中で際立って脳体積が大きいことが、比較計測研究から明らかにされている (Cnotka et al., 2008; Iwaniuk et al., 2005)。カラスでは、脳の *nidopallium* が特に肥大化していることが示されている (Izawa, & Watanabe, 2007; Mehlhorn et al., 2012)。Nidopallium には、*n.bas* などの一次感覚野も含まれているが、多くは多感覚性の連合野である。大脳以下では、小脳の複雑さがカラス属、及びオウム属で際立っていることが報告されている (Iwaniuk et al., 2006)。しかし、カラス属、オウム属の脳がいかに肥大化しているとはいえ、絶対的な大きさでは霊長類には及ばない。それに関わらず、鳥類は道具使用を始め多彩な“知的”行動を示す。その基盤として、鳥類の脳の細胞密度は哺乳類と比較して高く、体積あたりのニューロン数が、哺乳類よりもはるかに多いことが明らかになっている (Olkowicz et al., 2016)。

1.3 本論文の目的と仮説: 身体構造の違いを鳥類はいかに克服しているのか?

1.3.1 ハト・カラスの運動における視覚の役割

これまでの霊長類の到達・把握運動の研究知見から、霊長類の運動は対象物の定位から運動中の逐次修正に至るまで、視覚により制御されていることが判明している (Caminiti et al., 1998; Elliott et al., 1988; Matsui et al., 2017; Sarlegna, & Sainburg, 2009)。一方で、ハトのついでみ運動では、視覚の役割は運動開始直前までに限られ、運動中には関与しないと考えられている (Delius, 1985; LaMon, & Zeigler, 1984)。このついでみ運動のフィードフォワード制御は、ハトの身体構造上の制約と採餌生態を鑑みれば、効率的な制御様式として捉えることができる。しかし、カラスのような採餌対象が多彩な雑食性の動物では、眼とクチバシの頭部一体性という身体構造の制約を克服し、ついでみ運動にオンライン制御が強く関与す

る可能性がある (図 1.1b)。そこで, 研究 1-2 では, 運動中の視覚の役割を, ハト, カラスで検討する。

研究 1 では, プリズム順応課題を用いて, ハト, カラス両種のついで運動に視覚外乱を与える。この実験から, ハトのフィードフォワード運動制御仮説を再確認し比較対象とすることで, カラスのオンライン運動制御仮説を検証する。ヒトを含んだ霊長類は, 視覚に依存した運動制御システムを備えているが, そのシステムには既に述べたように, 眼と手が解剖学的に独立している身体構造が背景にある。一方で, 鳥類は頭部に眼とクチバシが一体化しているため, 正確な運動の実現には, この身体構造上の制約を克服する必要がある。ハトはフィードフォワードな運動に特化することで, 身体構造上の制約を克服していると考えられる。ハトは静止物をついで地上採餌性の動物であり, オンライン運動制御により対象物を補足する必要性は低いため, この制御様式は合理的である。一方で, 本研究で扱うカラスは, 雑食性であり, 昆虫や小動物を捕食する (Rutz et al., 2010; 鈴木, 2002)。従って, カラスではフィードフォワードなついで運動制御のみならず, 視覚に基づいて運動を逐次修正するオンライン運動制御を進化させている可能性がある (Matsui, & Izawa, 2017; 2018)。

研究 2 では, 移動する餌を追尾する課題を用いて, カラスに見出されたオンライン運動制御の機能, 並びにその運動制御メカニズムの柔軟性を検討する。カラスに見出されたオンライン運動制御は, カラスの採餌生態を鑑みると, 小動物や昆虫の捕食に利用されている可能性が高い。そこで, 移動対象への追尾運動を検討することで, カラスのオンライン運動制御の機能的意義が明らかになることが期待される。加えて, ヒトの到達運動がフィードフォワード運動制御, 及びオンライン運動制御の両方を備えており, 両者を使い分けていることをから, カラスにおいてもそのような切り替えメカニズムが存在することが予測される。

1.3.2 身体延長に対する可塑性とその神経メカニズム

霊長類の身体可塑性は, 1.1.4 で概説したように, 視覚と体性感覚による, 身体近傍空間の多感覚情報処理に支えられている。特に, 空間を占める自身の身体範囲に関する表象は身体スキーマと呼ばれる (Head, & Holmes, 1911; Maravita, & Iriki, 2004)。鳥類は, 道具使用を始めとした微細運動制御の報告はあるものの, それを可能にする身体可塑性についての検討は皆無である。そこで研究 3 では, ハト, カラスの両種が効果器への延長に対し順応を見せるかを行動実験により比較することを通じて, 鳥類が身体可塑性を有するかを検証す

る。具体的には、両種のクチバシに擬似クチバシを装着することで、クチバシを本来よりも延長し、それに対する順応過程を運動学的計測により検討する。

研究4では、鳥類の身体可塑性の神経基盤を免疫組織学的染色法により明らかにする。鳥類のクチバシ運動制御は、一次感覚野である n.bas の機能、並びに運動出力に至るまでの解剖学的投射経路がよく調べられている (Wild et al., 1984; Zeigler et al., 1969)。しかし、研究3のような運動学習時に、各領域がどのような役割を果たすのかは、未知である。そこで研究4では、研究3のパラダイムを用いて、身体延長に対する感覚運動学習への神経応答を、ハトを用いて検討する。Ishibashi et al. (2002ab) は、マカクの道具使用学習に伴い BDNF が発現し、身体表象の変容に関与していると論じた。本研究でも BDNF の大脳領域における発現を定量化し、クチバシ延長がシナプス可塑性に及ぼす影響を評価する。そのような長期的な影響に加えて、クチバシ延長による即座的な神経活動も、c-fos 発現タンパクを用いて検討する。

1.3.3 鳥類道具使用における形態の役割

鳥類の道具使用は、身体構造上の制約を克服した採餌行動の際立った例として、捉えることができる (Martinho et al., 2014)。そこには、精緻な視覚性運動制御のみならず、それを支える効果器形態の進化が、基盤として存在するはずである (Rutz, & Clair, 2012; Troschianko et al., 2012)。事実、霊長類の道具使用には、手腕の骨格形態の進化が背景として存在すると考えられている。カレドニアガラスの「手」に相当する効果器は「クチバシ」である。カレドニアガラスのクチバシについては、観察による記述に留まっており、これまで定量的な解析は与えられていなかった (Matsui et al., 2016; Troschianko et al., 2012)。そこで、研究5では、クチバシ形態の種間比較から、カレドニアガラスの道具使用を支える効果器形態の特殊性を描出することを目指す。

1.3.4 総括: 本論文のリサーチ・クエッション

以上をまとめると、本論文が答えるべき問いは、以下の3つに帰着する (図 1.3)。第一の問いは、「視覚性制御の及ぶ範囲はどこまでか？」という問いである (研究1, 2)。本論文では、この問題をハト、カラスで検討する。第二の問いは、「鳥類は身体可塑性を有するか？」である (研究3, 4)。この問いには、行動実験による学習可塑性を運動学的次元から検討するとともに、脳内の神経可塑性からもアプローチする。最後に、「道具使用という特殊な採餌行動は、いかなる形態学的な進化によって実現されているのか？」という問いに

答える (研究 5)。この問題に対しては, 鳥類の主たる効果器であるクチバシの形態比較を通じて吟味する。これら 3 つの問いを通じて, 鳥類の感覚運動制御における, 身体構造による採餌運動に対する制約と, その克服の進化の解明に挑みたい。

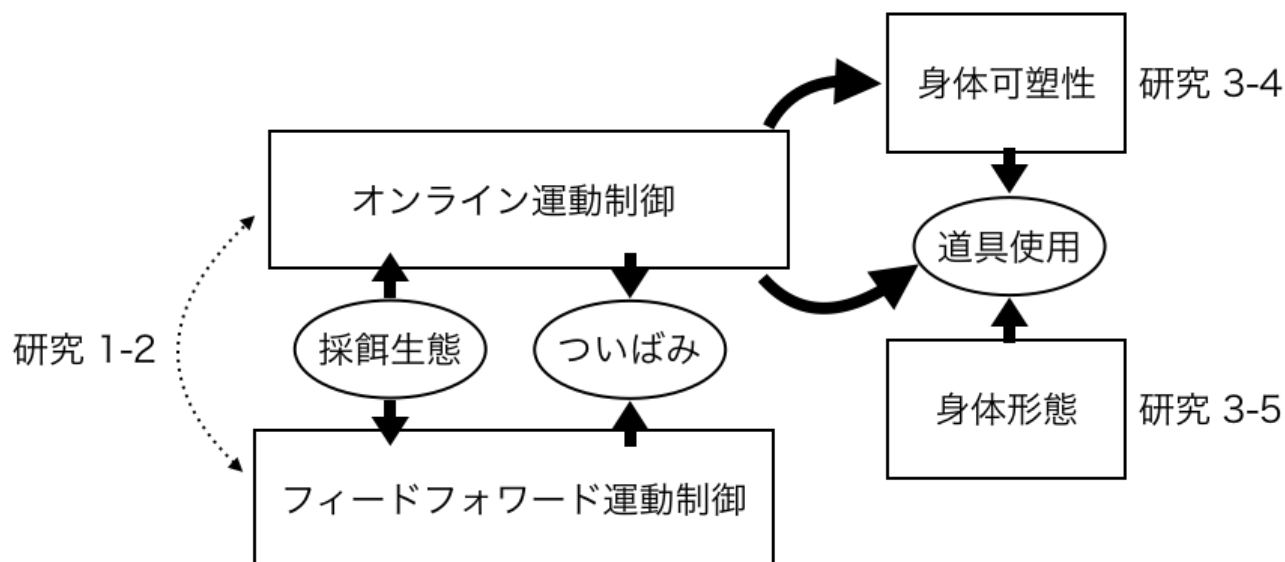


図 1.3 本論文の構成スキーム。矩形囲みは具体的な検討対象を示し, 丸囲みはその背景にある行動現象, あるいは生態学的な性質を表している。太矢印は想定される影響・寄与関係を示している。

第2章 研究1: ハト, ハシブトガラスの視覚性運動制御

2.1 目的: カラスのオンライン運動制御仮説の検証

これまでのついでみ運動の研究では, ついでみ運動における視覚の役割は運動のプランニングの段階に限られ, 運動中は視覚を介さないフィードフォワード運動制御下にあるという見方が支配的であった (Deich et al., 1985; LaMon, & Zeigler, 1984)。ついでみ運動研究の主な対象種であるハトの採餌生態を考慮すると, この制御様式は合理的である。なぜなら, ハトの採餌対象の多くは地面に散在する種子などの静止物であることから, 運動中に自身の運動を修正するオンライン運動制御の必要性が低いためである。鳥類の首は12の関節により構成されているが, ついでみ運動中の各関節の変位角を計測した研究から, 運動のエネルギー効率が非常に高いことが判明している (Bout, 1997)。種子などの採餌対象物は, 1回のついでみ運動により得られる栄養利得が小さいため, そのようなシンプルかつ, 効率のよいついでみ運動が進化したのかもしれない。

一方で, カラスの採餌対象は, 果物のような静止物から, 小動物や昆虫のような動き回る対象まで多岐に渡る。実際に, ハシブトガラス, ハシボソガラスの胃の内容物を調べた研究では, 小動物や昆虫が捕食されていることが報告されている (鈴木, 2002)。カレドニアガラスの羽の成分由来を炭素と窒素の放射性同位体によって標識測定し, 食性を推定した研究でも, タンパク源の多くは昆虫に依存していることが判明している (Rutz et al., 2010)。そのような種では, ハトのようなフィードフォワード運動制御に基づく制御様式のみならず, 運動中に視覚に基づいて軌道を逐次修正するオンライン運動制御が備わっていることが予想される。

運動に対し視覚外乱を与える実験パラダイムの1つとして, プリズム順応課題を挙げることができる。Rossi (1968; 1969; 1971) はニワトリ雛 (*Gallus domesticus*; 以下ヒヨコと記す) のついでみ運動のプリズムメガネへの順応を検討した。彼の実験では, ヒヨコは, 8日間のプリズムメガネ装着期に, 運動の軌道修正を行わなかった。しかし, プリズムメガネを除去すると, プリズムの視角変位とは逆方向へ運動が逸脱する運動残効 (motor after-effect) が生じた。Rossi によるこれらの研究結果が示唆するのは, ヒヨコのついでみ運動は, 視覚座標系の外乱情報をもとに, 運動を即時に調節するオンライン制御ではなく, フィードフォワード制御である点である。運動残効がみられたことは, 視覚外乱に対する運動調整が長期的には生じる可能性を示唆している。これらのことから, ヒヨコのついでみ運動は, 同種がハトと同じ地上採餌であることを考慮すれば, フィードフォワード運動制御である可能性が高い。プリズムを用いた運動制御に対する視覚の寄与は, メンフクロウでも検討さ

れている (Knudsen, & Knudsen, 1989)。Knudsen and Knudsen (1989) の実験では、フクロウは一ヶ月以上という長期間プリズムを装着され、ついでみ運動ではなく、同種の採餌行動である餌への降下運動が検証された。プリズムの装着期間の運動軌道修正は、ごく緩やかにしか生じなかった。プリズムの除去後は、Rossi の研究と同様に、運動残効が観察された。プリズムメガネによる視覚外乱に対する運動の頑健性から、フクロウの捕食降下運動はヒヨコやハトのついでみ運動と同様に、フィードフォワード運動制御に基づいていたことが推察される。従って、オンライン運動制御に基づく視覚外乱への運動軌道修正は、いまだ鳥類では確認されていない。

そこで、本研究では、ハト、カラス両種にプリズムによる視覚外乱をかけ、外乱に対するついでみ運動の順応過程を比較する。フィードフォワード運動制御に基づけば、プリズムへの順応は、運動完了後の感覚情報に依拠せざるをえない。従って、運動の軌道修正は緩慢に進むことが予想される。一方で、オンライン運動制御から予測されるのは、運動中の瞬時の軌道修正である。以上の予測に基づき、研究 1 では、ハト、カラスの比較を通じて、ハトのフィードフォワード運動制御仮説を再検討するとともに、カラスのオンライン運動制御仮説を検証する。

2.2 方法

被験体

実験歴のないハト (性別不明, 250–320 g), 及びカラス (メス 3 羽, 体重 525–705 g) をそれぞれ 3 羽ずつ用いた。いずれの被験体も東京都の学術捕獲許可の下、捕獲された個体であった (許可番号 #4005)。被験体はステンレスケージ (ハトについては W 35 cm × D 30 cm × H 35 cm, カラスについては W 43 cm × D 60 cm × H 50 cm) にて個別飼育されていた。飼育ケージは同種他個体と隣り合って設置されていたため、被験体は視覚的、聴覚的に他個体とコミュニケーションを取ることが可能であった。ハトには混合飼料とミネラルサプリメントが、カラスにはドッグフードが実験セッション後に、追加給餌として与えられた。実験期間中は個体に応じて自由摂食時の 80-90% に給餌量を制限したが、体重が自由摂食時の 90% を切ることはなかった。水は実験期間中であっても、個別ケージ内で自由に摂取することができた。飼育室は $21 \pm 2^{\circ}\text{C}$ に保たれ、8:00 開始の 13L:11D の照明サイクルであった。実験手続き、及び飼育プロトコルは慶應義塾大学動物実験委員会に承認されたものであった (#14077)。

計測方法

実験箱内で餌を取得する課題を用いて、被験体の水平面上での動きを定量化した (図 2.1)。実験箱内 (ハトについては W 35 cm × D 30 cm × H 35 cm, カラスについては W 68.5 cm × D 62 cm × H 180.5 cm) に個体を個別に導入した。ハトについては、餌は 5 cm 間隔で、5 個ずつ呈示した。ハトではコーンをついばみ対象の餌として用いて、実験箱壁に両面テープで取り付けた。この実験設定上の相違は、ハトは日常的に地面に散在する食物を逐次的についばむため、1 つずつの餌呈示では餌へのついばみを遂行しないセッションが生じることが、予備的実験の時点で判明していたためであった。カラスの実験箱には餌呈示用のプラットフォーム (W 39 cm × D 13 cm × H 21 cm) が実験箱前部に設置されていた。ついばみ対象の餌としては直径 1 cm のチーズ片を用い、餌は 1 つずつ針金によって固定した状態で呈示した。餌の高さは、ハトは実験箱底面から 13 cm, カラスはプラットフォーム底面から 5 cm (実験箱底面からは 26 cm) であった。行動中の被験体の動きは、実験箱上部 (ハトについては高さ 93 cm, カラスについては高さ 150 cm) に設置されたハイスピードカメラ (Gig-E 200, Library Inc., Japan) により記録した。

手続き

実験は 4 つのフェイズ (control, prism, removal, follow-up) で構成された。ハトは 5 個の餌をついばむのを 1 試行、カラスは 1 つの餌へのついばみを 1 試行とした。1 セッションは、ハトは最大 5 試行、カラスは 20 試行として、1 日 1 セッション行った。被験体は実験期に入る前に、20 分程度の手術を受け、目の周囲にメガネ状に加工したリング (ハトは 2.5 g, カラスは 3.5 g) を、医療用接着剤により取り付けた。手術はイソフルラン (Mylan Inc., USA) 麻酔下で行われた。リングは被験体の目の大きさに合うように、デンタルセメントで整形した。control フェイズでは、被験体はプリズムを装着せず、メガネのリングのみを取り付けた状態で餌へのついばみを行った。各個体 50 回のついばみ運動を記録できるまで、control フェイズは 1~3 セッション行った。control フェイズの完了翌日から prism フェイズを開始した。prism フェイズは 10 セッション行った。prism セッションでは、最初のセッション開始直前に、膜状のプリズム (フレネル膜プリズム, 3M Company, USA) をリング上に接着剤で貼り付けた。プリズムは右側に 9.4° 視角をずらすよう取り付けた。従って、この実験操作は、被験体にとって右側に視野像がバイアスを受ける視覚外乱として機能することが期待された。プリズムの取り付けには痛みは伴わず、手術自体 5 分以内に終わったため、麻酔処置は施さなかった。被験体に取り付けたプリズムは、セッション終了後も貼り付けたまま

であった。そのため, prism フェイズの期間は, 被験体は実験外の摂食や, その他の活動もプリズムメガネをかけた状態で行った。

10 セッションの prism フェイズが完了した翌日, removal フェイズを行った。removal フェイズでは, セッション直前に膜プリズムを接着剤除去液により, リングから取り外した。removal フェイズは, 被験体がプリズム順応による運動残効が生じるかを検討するために行った。もし, 10 セッションの prism 期で被験体が視覚外乱に対し運動の補正を行っていたら, その運動修正がプリズム除去後も残る運動残効が生じる。プリズムは, 右側に視野像をずらす視覚外乱として働くため, 運動残効として, 左側への運動誤差が増大することが予想された。プリズム順応における運動残効は, 通常一過的な効果であり, 時間とともに元の運

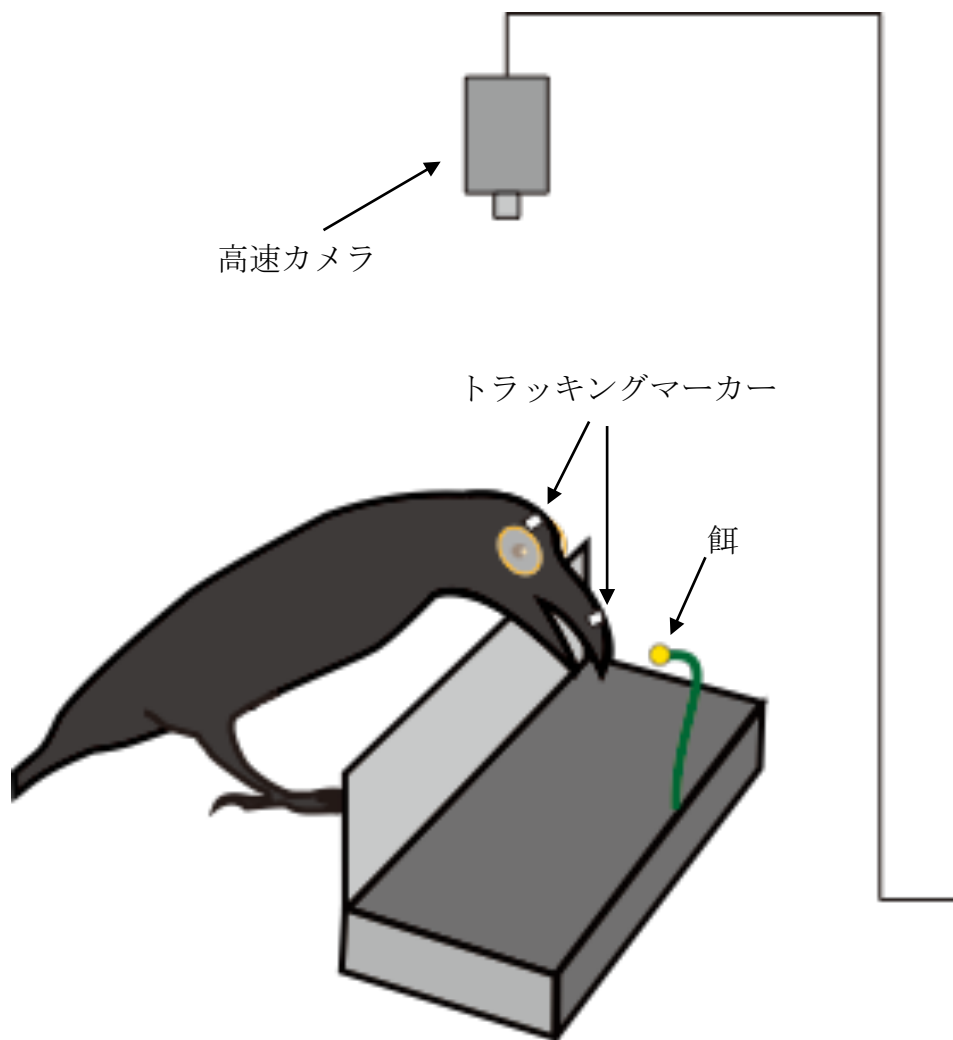


図 2.1 研究 1 概要図. カラスはプリズムメガネを装着した状態で餌に向かってついでみ運動を行った。ハトの実験でも手続き的には同一であったが, プラットホーム上ではなく, 壁に貼り付けられた餌についでみ運動を遂行した。

動に戻るのが典型である (Yamamoto, & Ando, 2012)。そこで, removal フェイズの 1 週間後に, follow-up フェイズを行い, ついばみ運動が control フェイズの水準に回復しているかを検討し, 運動残効の一過性を確認した。全フェイズ, 及び removal フェイズと follow-up フェイズの間の 1 週間を合わせ, 実験期間は 20-22 日間であった。

解析方法

ハトについては鼻榴 (nose knob) 及び頭部に取り付けたトラッキングマーカー, カラスについてはクチバシ中間部, 及び頭部に取り付けたトラッキングマーカーの水平面上の x-y 座標を, トラッキングソフト (Move-tr/2D v. 7.0, Library Inc., Japan) により抽出した。頭部の捻り運動によって, トラッキングマーカーが動画からフレームアウトしたついでみ運動については, 解析から除外した。抽出した座標には事前に平滑化スプライン法によりスムージングをかけ, ノイズを除去した上で, データ点を 1% 刻みで 101 等分の時間ステップに分割した。データを時間ステップに分割したのは, 後述する運動誤差の相関分析を実行するには, 各ついでみ運動のデータの長さが揃っている必要があるためであった。

運動の成績として, ついばみ運動の成功率を算出した。運動指標としては, 餌までの理想的な運動軌道からの横方向の誤差 (運動誤差), 及び頭部到達運動速度を算出した。運動誤差は, 餌に向かって直線的に動く軌道を理想軌道とし, そこからの逸脱として, 以下の手順で計算した。(1) ついばみ運動開始時点で頭部座標から餌座標への直線を計算する。(2) 直線とクチバシ (あるいは鼻榴) 座標との距離を算出する。この方法で算出された誤差は, 被験体がクチバシを餌に向かって一直線に向け, 直進的なついでみ運動を遂行した場合 0 に近づく。一方で, 直線方向からクチバシを逸脱させたとき, 誤差は増大する。

ついでみ成功率に関しては, 一般化線形混合モデル (二項分布, ロジットリンク関数) を用いて, プリズムによる視覚外乱の影響を検討した。フェイズの効果は尤度比検定を用いて評価し, 効果が有意であった場合は, モデルパラメータの 95% 信頼区間によりフェイズ間の差を検討した。

運動誤差については, 以下の 2 つの解析を行った。第一に, 運動誤差がプリズムによって増大したかを評価するため, 平滑化スプライン ANOVA (SSANOVA; Helwig et al., 2016) を用いた。SSANOVA は非線形な挙動を示すデータにおいて, 群間の差を比較するためのセミパラメトリックモデルの 1 つである。これまでの動物におけるプリズム順応の実験は運動完了時の運動誤差を評価することが多かったが, 本手法ならば運動中連続的に変化するデータ点それぞれに関して, 誤差を条件間で比較することができる。平滑化の項には, データ

の周期性を仮定しない3次スプライン関数を用いた。この解析により、プリズムによる運動誤差の増大、及びそれに対する学習効果を検討した。

次に、各データ点間の誤差の相関係数を算出することで、それぞれの種のついでみ運動がオンライン運動制御、あるいはフィードフォワード運動制御下にあるのかを検討した。ハトのフィードフォワード運動制御仮説に基づけば、運動軌道初期の誤差と軌道後半の間には、高い相関が見られることが予測される。なぜなら、プリズムの視覚外乱により、餌方向から逸脱した軌道で運動を開始すれば、その誤差は運動途中で修正されることはなく、運動軌道後期まで増大し続けることが予測されるからである。一方で、カラスがオンライン運動制御に基づいて、視覚外乱に対し逐次修正をかけているのであれば、運動軌道初期の誤差と軌道後半の間の相関は小さくなることが予想される。なぜなら、オンライン運動制御下では、プリズムにより水平方向の運動誤差が増大しても、運動途中にその誤差を減少させるような軌道修正ができるためである。

最後に、頭部到達運動速度の平均値をフェイズ間で比較した。解析には線形混合モデルを用いた。フェイズの効果が有意であった場合、モデルパラメータの95%信頼区間によりフェイズ間の差を検討した。被験体がフィードフォワード運動制御によりついでみ運動を遂行していれば、運動開始後、視覚を介した運動軌道の修正を行わないため、運動速度はフェイズ間で変化しないことが予想される。一方、被験体がオンライン運動制御を行っていれば、プリズムにより運動誤差が増大すると、正確な運動を実現するため速度を落とす可能性が高い。従って、プリズム装着によって、頭部運動速度は下落することが予測される。

すべての解析は、R 3.4で行った(R Core Team, 2016)。一般化線形混合モデルにはlme4パッケージ(Bates et al., 2015)、尤度比検定にはcarパッケージ(Fox, & Weisberg, 2011)、SSANOVAにはbigsplinesパッケージ(Helwig, 2017)を用いた。

2.3 結果

ハトからは合計1371回(control: 150, prism フェイズセッション1 (S1): 80, S2-4: 192, S5-7: 303, S8-10: 75, removal: 75, follow-up: 142)、カラスからは677回(control: 147, S1: 32, S2-4: 129, S5-7: 123, S8-10: 140, removal: 48, follow-up: 58)のついでみ運動を解析対象とした。推定値の安定性を向上させるため、prism フェイズは、初回セッション以外は3セッションごとにまとめて解析を行った。

2.3.1 ついばみ成功率

ついばみ成功率のフェイズ間推移を図 2.2 に示す。一般化線形混合モデルによる解析の結果、フェイズの効果はハト、カラスともに有意であった (ハト: $\chi^2_7 = 113.63$, $p < 0.001$, 図 2.2a; カラス: $\chi^2_7 = 93.95$, $p < 0.001$, 図 2.2b)。95% 信頼区間により control と後続フェイズの差を比較したところ、ハトでは control と S1, S2-4, カラスでは control と S1, removal フェイズとの間に差が見られた。

2.3.2 運動誤差の比較

フェイズごとの運動誤差の推移を図 2.3 に示す。ハトは S1 で右側の運動誤差が増大し、フェイズを経るごとに徐々に誤差が減少している (図 2.3a)。一方で、カラスでは S1 ではわずかに右側に逸脱しているが、他のフェイズでは control との違いはほとんど見られない (図 2.3c)。

各フェイズのスプライン曲線を control と差分を取り、その 95% 信頼区間を示した結果が図 2.3bd である。曲線間の差分の 95% 区間であるため、0 を越えた区間は、群間で有意な差が存在することを意味する。ハトでは、S1 で最も大きく右側誤差が生じていた。右側の誤差が運動軌道が終盤になるにつれて増大する傾向が見られた。prism フェイズが進むにつれて、右側誤差は減少していった。removal、及び follow-up フェイズでは一貫して control と比較して左側への逸脱する傾向が見られた。カラスでは、S1 で右側への誤差が見られた一方、それ以降の prism フェイズでは系統だった誤差は見られなかった。この結果、並びに、ついばみ成功率が S2 以降は control と変わらなかったことから、カラスは S2 以降、プリズムの視覚外乱に対し、運動軌道を修正していた可能性が高い。しかし、removal フェイズでは終盤に左側への誤差が生じており、運動残効が生じていることが示唆される。S2-4, S5-7, S8-10, removal, follow-up フェイズで共通して control と比較して運動軌道初期に左側の誤差が見られた。しかし、実験ビデオを観察したところ、カラスは頭部を餌に対し角度をつけた状態で固視をする傾向があり、運動開始直後の誤差は左右どちらに顔を傾けていたかに依存する。従って、上記のフェイズで見られた運動開始直後の左側誤差は、計測のアーチファクトである可能性が高い。

2.3.3 時間ステップ間の誤差相関

各時間ステップ間の運動誤差の相関を図 2.4 に示す。ハトではほぼすべての時間ステップ間で、0.7 以上の誤差間の相関が見られた。すなわち、ハトでは運動開始直後の運動誤差

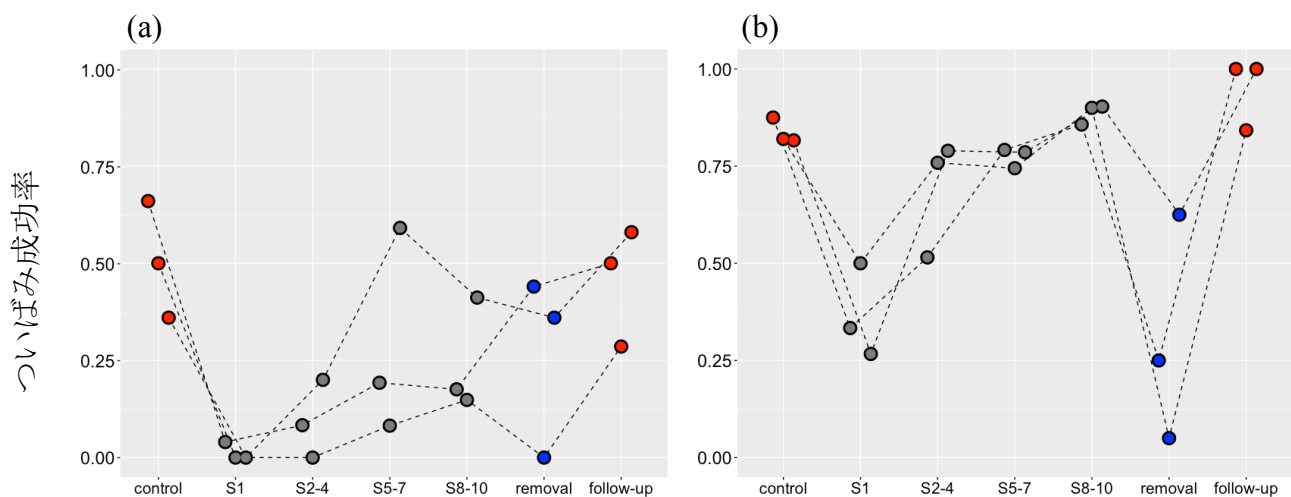


図 2.2 ついでみ運動成功率。各線は各個体を示す。(a) ハットのデータ (b) カラスのデータ

が、運動終盤の誤差に影響していると考えられる。一方、カラスでは運動軌道初期の誤差と終盤の誤差の間の相関が、無相関か、あるいは -0.3 程度の弱い負の相関が見られた。この結果は、運動軌道初期の誤差が、終盤の誤差にほとんど影響していないことを示唆する。

2.3.4 到達運動速度の変化

各フェイズの平均頭部到達運動速度を図 2.5 に示す。フェイズの効果はハト、カラスともに有意であった (ハト: $\chi^2_7 = 75.08$, $p < 0.001$, 図 3.5; カラス: $\chi^2_7 = 508.44$, $p < 0.001$, 図 2.5)。しかし、95% 信頼区間で control と他のフェイズ間の差を評価したところ、ハトでは control とそれ以外のフェイズとの間に、いずれも差は見られなかった。カラスでは control と S1, S2-4 との間で差が見られた。この結果は、ハトはプリズムによって視覚環境に外乱を与えられても運動の速度調節を行わなかった一方、カラスは速度を低下させていたことを示す。しかし、カラスでも S5-7 以降は control と差が見られなくなり、運動学習により頭部到達運動速度が元の速度と同程度に回復していたことが示唆される。

2.4 考察

研究 3 の目的は、ハト、カラスのプリズム順応実験を通じて、ハトのフィードフォワード運動制御仮説を再検討するとともに、カラスのオンライン運動制御仮説を検証することにあった。フィードフォワード運動制御仮説からは、prism セッションでの運動軌道の修正は

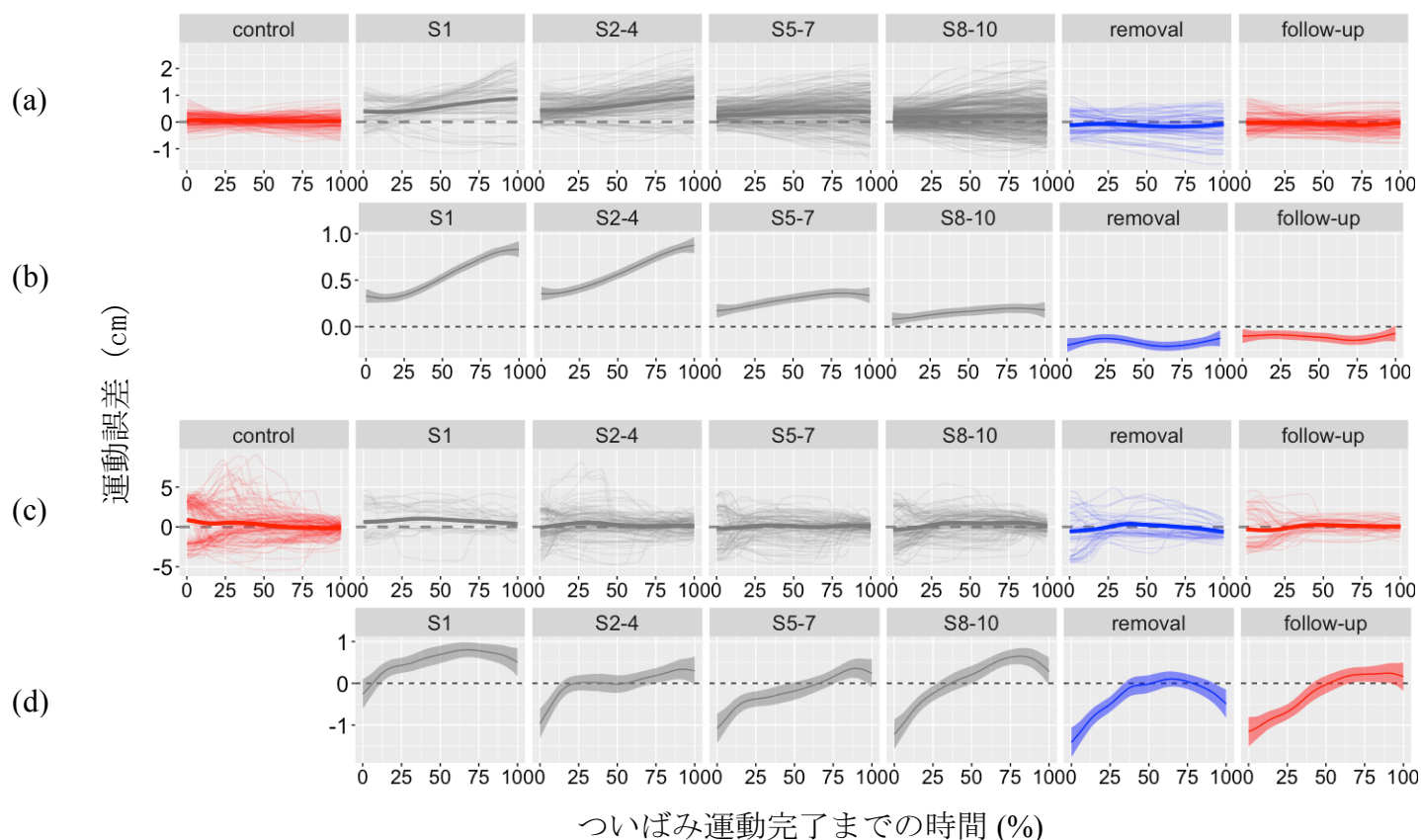


図 2.3 各条件の運動誤差。 (a) ハトの各条件の運動誤差。細戦は各ついでみ運動の軌道, 太線はスプライン曲線を示す。正の値は右側の運動誤差を表し, 負の値は左側の運動誤差を表す。 (b) ハトの各条件の control との運動誤差のスプライン曲線の差分。色塗り領域は 95% 信頼区間を示す。 (c) カラスの各条件の運動誤差。細戦は各ついでみ運動の軌道, 太線はスプライン曲線を示す。 (d) カラスの各条件の control との運動誤差のスプライン曲線の差分。色塗り領域は 95% 信頼区間を示す。

緩やかに推移すると考えられる。加えて, 運動誤差は, 時間ステップ間で高い相関が見られることが予測された。一方で, オンライン運動制御仮説から予想されるのは, 運動軌道の修正はセッション初期で生じ, 時間ステップ間での運動誤差の相関は低くなるという結果であった。

ハトのプリズムフェイズでの運動誤差は, フェイズを経るにつれて徐々に減少していった (図 2.3a, b)。この事実は, ハトのフィードフォワード運動制御仮説と整合する結果である。フィードフォワード運動制御の下では, 運動軌道の学習のための感覚入力運動完了後に取得される。従って, 誤差修正は緩慢にならざるをえない。一方で, 本実験ではハトでは運動残効は見られなかった。これら結果はヒヨコで得られた知見とは反対であった (Rossi, 1968; 1968; 1971)。Rossi (1968) の研究では, ヒヨコはプリズムフェイズには学習効果が見られなかった一方, プリズムを除去した直後には運動残効が生じていた。カラスで

はプリズムによる視覚外乱の影響は S1 のみで生じていた (図 3.2b)。S2 以降は, 運動誤差についても, 一貫した傾向は見られなかった (図 2.3b, c, d)。従って, カラスはハトと比較して, セッションの初期段階で運動軌道の修正を行っていたことが推察される。

時間ステップ間の誤差相関も, ハトのフィードフォワード運動制御仮説, 及びカラスのオンライン運動制御仮説に整合する結果が得られた (図 2.4)。ハトでは, 運動開始初期と運動後期で, 強い相関が見られた。これは運動開始時の誤差が運動後期の誤差強い影響を及ぼしていることを反映している。カラスでは運動初期と後期での相関はほとんど見られなかった。すなわち, カラスでは運動開始時に生じた誤差が, 運動後期にほとんど影響していなかったと考えられる。

頭部到達運動速度においても, ハトとカラスで種差が観察された (図 2.5)。ハトでは, いずれのフェイズでも差が見られなかった。フィードフォワード運動制御からは, この結果が予測される。なぜなら, オンラインに運動の逐次修正を行わないという前提に立てば, 視覚外乱に対し運動速度を調節する必然性は低いためである。一方で, カラスは **prism** フェイズの前半で運動速度が **control** と比較して下落していた。オンライン運動制御に基づけば, 運動中に運動軌道を逐次修正することが予想される。従って, カラスは運動速度を落とすことで, プリズムによる外乱に対応していたことが推察できる。

以上の結果はいずれも, ハトのフィードフォワード運動制御仮説, 並びにカラスのオンライン運動制御仮説それぞれに整合するものであった。これまで, ついばみ運動の感覚運動

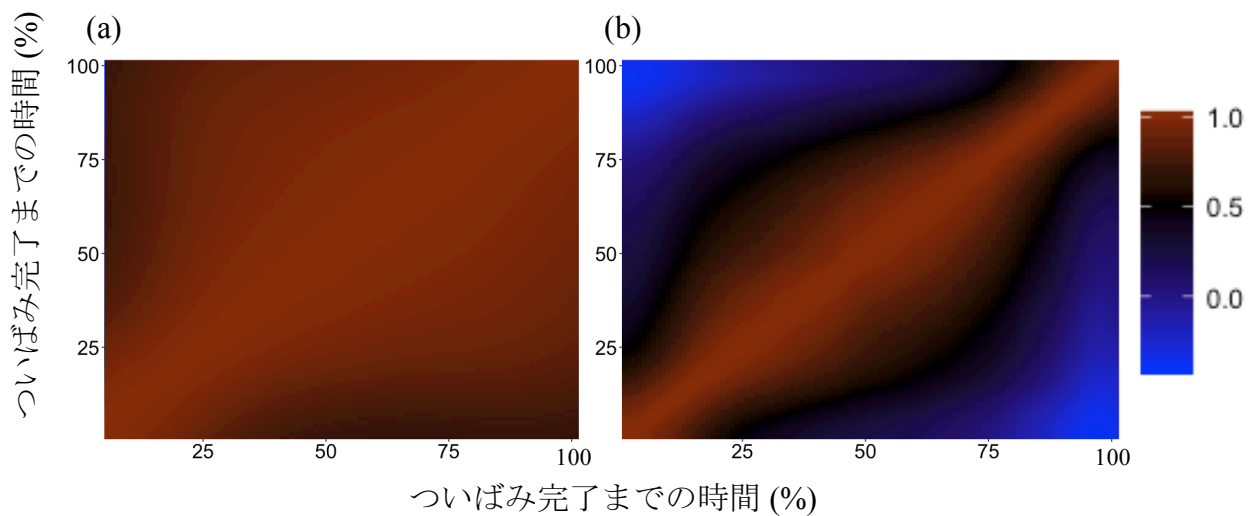


図 2.4 各時間ステップの運動誤差間の相関。色が相関係数の高さを表している。(a) ハトのデータ (b) カラスのデータ

制御は、そのフィードフォワード性が強調されてきた (Deich et al, 1985; Delius, 1985; LaMon, & Zeigler, 1984)。しかし、本研究から、カラスが眼とクチバシの頭部一体性という身体構造上の制約を克服し、オンライン運動制御メカニズムを備えていることが示唆された。

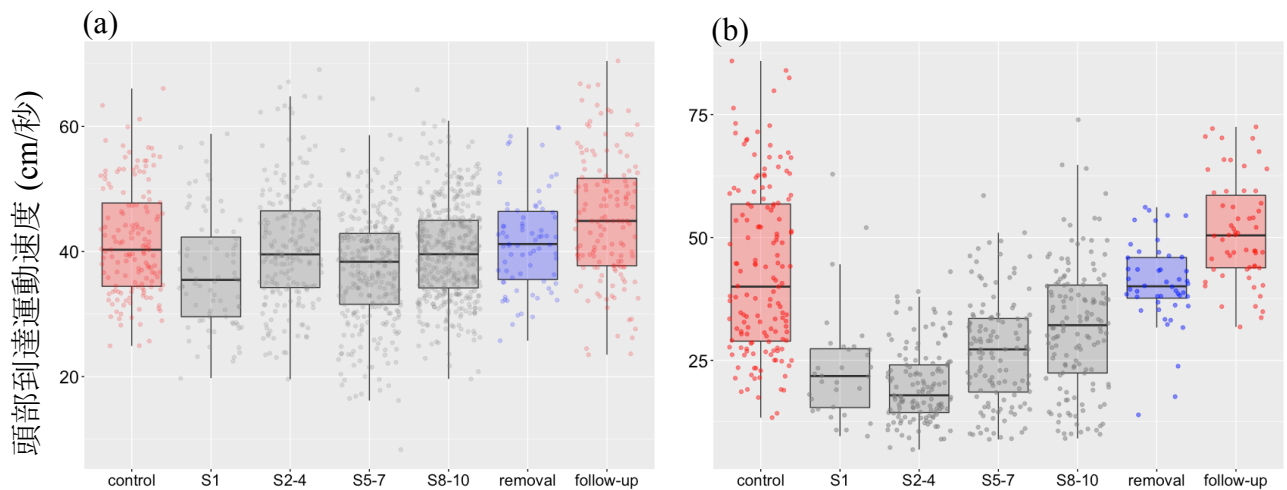


図 2.5 各フェイズの平均頭部到達運動速度。各点は各ついでみ運動を示す。(a) ハトのデータ (b) カラスのデータ

第3章 研究2: ハシブトガラスの移動物体追跡における運動制御メカニズム

3.1 目的: カラスのオンライン運動制御の機能の検証

研究1から、カラスはついでみ運動においてオンライン運動制御メカニズムを用いていることが示唆された。オンライン運動制御は、カラスの採餌生態を鑑みると、小動物や昆虫などの動く対象物を捕食する際のメカニズムとして機能していることが予想される。そこで、研究2では、ハシブトガラスが移動物体を追跡する際のついでみ運動を解析することで、オンライン運動制御の機能を精査する。追跡ついでみ運動の数理モデルを立て、行動実験データからパラメータ推定を行うモデルベース解析の手法を用いることで、ついでみ運動が、対象物の何を手がかりに、どのように制御されているのかを検証した。加えて、オンライン運動制御とフィードフォワード運動制御は、排他的なメカニズムではないため、両者を使い分けている可能性も考えられる。事実、ヒトの到達運動には、両メカニズムが機能している (Desmurget, & Grafton, 2000; Matsui et al., 2017; Sarlegna, & Mutha, 2015)。それ故、本研究では両メカニズムを含む数理モデルを立て、物体の速度を条件操作することで、ついでみ運動を、2つの制御メカニズムの重みづけの変化として記述し、検討した。

フィードフォワード運動制御により対象物に到達するには、対象物の位置を自身の運動座標上で予測する必要がある。ハトを用い、移動物体追跡を検討した研究では、ハトのついでみ運動のフィードフォワード性が表れていた (Wilkinson, & Kirkpatrick, 2009; 2011)。Wilkinson and Kirkpatrick (2009) はハトを対象に、オペラント箱のモニター上に呈示された標的刺激をついでみように訓練を施し、ついでみの空間的誤差の分析を行った。結果、ハトのついでみ位置は、標的刺激の移動方向に偏って生じた。この結果から、ハトが運動方向を予測してついでみ運動を遂行していることが判明した。ハトのついでみがフィードフォワード運動制御下にあることを考慮すれば、この結果は合理的である。なぜなら、フィードフォワード運動制御の下では、餌の追跡中についでみ運動の修正は行われなため、移動する餌の捕捉のためには、餌の将来の位置に向かって移動する必要があるためである。後続研究では、移動物体の運動速度を変化させることで予測可能性を操作したところ、予測性の低い物体に対してはついでみ成功率が下落するという結果が得られている (Wilkinson, & Kirkpatrick, 2011)。対象物の予測に基づく運動は、ヒトの到達運動、トンボやコウモリの追跡捕食行動にも見られる (Fujioka et al., 2016; Mischiati et al., 2015; Zago et al., 2009)。

一方、オンライン運動制御下では、予測は必要なく、運動中に逐次的に対象物の動きに合わせ、追跡することができる。単純には、逐次的に対象物と自身の進行方向の角度を知覚し、その角度誤差を縮めるような運動メカニズムが想定することができる (pure pursuit; 以下、単純追跡)。単純追跡は、イエバエ (*Musca domestica*; Land, & Collett, 1974)、アシナガバエ

(*Poecilobothrus nobilitatus*; Land, 1993), ハンミョウ (*Cicindela tranquebarica*; Haselsteiner et al., 2014), ミツバチ (*Apis mellifera*; Gries, & Koeniger, 1996) の追跡運動で報告がある。昆虫は少ない神経系で追跡運動を実現しないとならないため、単純なメカニズムが関与していると考えられる。例外としてトンボは、捕食対象の動きの内部モデルとして構成し、進行方向を予測している可能性が、行動実験から示唆されている (Mischiati et al., 2015)。

単純追跡とは異なる追跡運動メカニズムとしては、一定航路法を挙げることができる。このメカニズムは、対象との角度を一定に保つよう旋回運動を行うことで、接近する。一定航路法を用いた追跡については、コウモリ (Ghose et al., 2006; 2009), タカ (Kane et al., 2015), ハヤブサ (*Falco peregrinus*; Brighton et al. 2017), ヒト (Fajen, & Warren, 2007) で報告がある。昆虫では、アブ (*Eristalis saphirina*; *Volucella pellucens*; Collet, & Land, 1978) とトンボ (Combes et al., 2012; Olberg et al., 2012) の研究を挙げることができる。一定航路法は、実装が容易で、効率的な方法であり、応用事例としてはミサイルの旋回運動にも用いられている (Shneydor, 1998)。トンボは、内部モデルに基づく予測の他、一定航路法を利用した運動の逐次修正を行っていることが示唆されている。

単純追跡と一定航路法を直接比較検討した動物研究には Fabian et al. (2018) がある。彼らの研究では、異なるハエを捕食する 2 種のハエを用いた。疑似餌に対するハエの追跡運動の軌道に対し、単純追跡と一定航路法それぞれについてモデルベース解析を行った。ある追跡運動にこれら 2 つのメカニズムのいずれが介在しているかを調べるには、方向決定に用いられている情報の違いに着目して比較検討すればよい (方法 3.2 参照)。単純追跡は、対象物の向きと自身の運動の向きとの角誤差を低減するように旋回するメカニズムである。これに対して一定航路法は、対象物と自身の運動との角誤差ではなく、その時間変位である角速度に比例して旋回するメカニズムである。なぜなら、このように動くことで、対象との角度が一定のとき、自身の旋回運動が生じないからである。2 つの運動メカニズムにおける旋回運動生成の違いをもとに、ハエの追跡運動をモデルベース解析した結果、Fabian らは、ハエの追跡捕食運動は、一定航路法のメカニズムが介在していることを示唆した。

カラスのついでみ運動のオンライン運動制御に基づけば、対象物の移動方向に向かって逐次的運動の軌道修正を行うことが予想される。しかし、対象物の移動速度が速く、逐次的運動修正によるオンライン制御では捕捉が間に合わない場合には、対象物の位置を予測して捕捉する必要があり、フィードフォワード制御による捕捉に切り替わる (あるいは重み付けが増す) ことが予想される。そこで研究 2 では、以下の 2 つのリサーチクエッションに取り組む。第一に、ついでみ対象の餌の速度を操作することで、オンライン運動制御と予測的なフィードフォワード運動制御との切り替え併

用の可能性を検証する。カラスが両制御様式を併用していれば、ついでみ運動の制御メカニズムが、対象物の速度上昇に応じて、次第に、オンライン制御から、予測的なフィードフォワード制御に切り替わることが予想される。第二に、オンライン運動制御が単純追跡か、あるいは一定航路法に基づいているのかを検討する。

3.2 方法

被験体

ハシブトガラスを3個体用いた。実験に用いた個体は、これまで社会的相互作用実験 (Izawa, & Watanabe, 2008), 並びに道具使用実験 (Kanai et al., 2014) に参加した履歴があった。飼育プロトコルは、研究1と同様である。本研究の目的は、被験体がオンライン運動制御を有しているのが前提であるため、ハトは用いず、カラスのみを被験体とした。

計測方法

ついでみ対象の餌を移動させる装置を作成した (図 3.1)。移動装置には球状のチーズ片 (直径 1 cm) が取り付けられており、レール上を水平方向に移動するよう設定した (図 3.1a, b)。移動範囲は 30 cm であった。レールの端まで装置が移動すると、装置は逆方向に移動するようプログラムされていた。すなわち、カラスから見て、餌は左右に反復移動をするような事態であった。装置の移動制御には Arduino UNO (Arduino, LLC, USA) を使用した (図 3.1b)。

装置は実験箱 (W 60 cm × L 63 cm × H 45 cm) 内に設置した。カラスを入れるコンパートメント (W 40 cm × L 43 cm) から装置に向かって前面には、カラスが装置側に侵入することを防ぐよう、パネル (H 45 cm) を設置した。パネルには 9 cm のスリット状の隙間が設けられており、カラスはその隙間から餌をついでむことができた。カラスが餌をついでむ運動を、実験箱上部に設置したハイスピードカメラ (300 frame-per-second, Gig-E 200, Library Inc., Japan) で記録した。研究1と同様に、カラスの頭部、及びクチバシにトラッキングマーカー (約 W 1 cm × D 1 cm) を2点取り付けた。

手続き

餌の移動速度が異なる3条件 (9, 15, 30 cm/sec) を設けた。各個体につき1日24試行、各条件を4試行ごとに行った。条件の順序はカウンターバランスをとった。移動する餌への1回のついでみ運動を1試行とした。いずれの被験体も合計3日間行い、各条件24試行、合計72試行を行った。

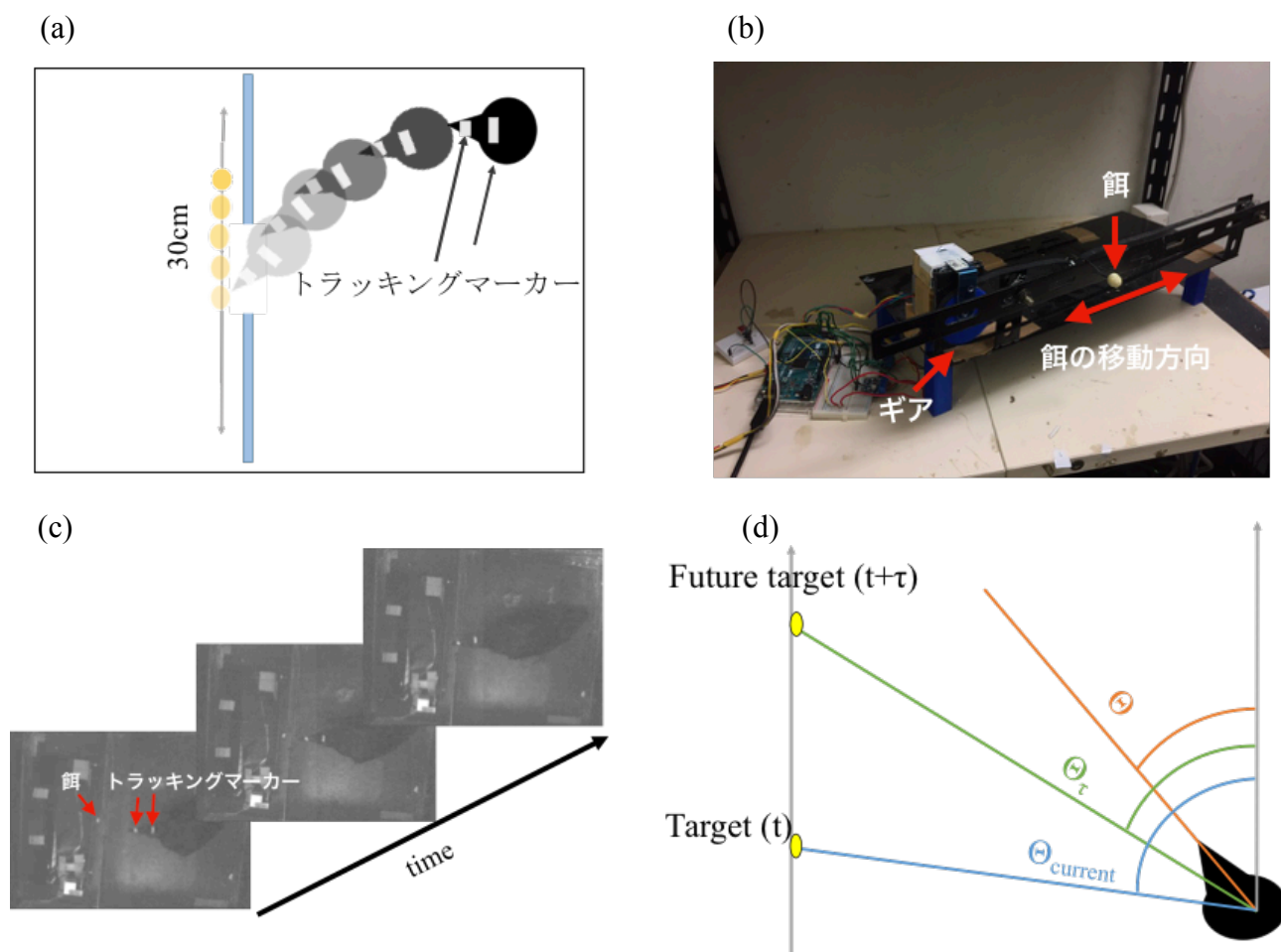


図 3.1 (a) 実験のスキーマ図。餌は事前にプログラムされた速度で図中の垂直方向に移動する。カラスはスリットから餌をついばむことができる。(b) 実験装置の写真。餌は針金の先に取り付けられており、ギアの回転により針金がレール上を移動する。(c) 実験装置と、餌をついばむカラスの連続写真。(d) モデルで用いた角誤差のダイアグラム。赤点は餌の位置を示す。 τ はある時点からの τ 秒後の将来の時点を意味する。

解析方法

研究 1 と同様に、頭部、及びクチバシにトラッキングマーカーを取り付け、トラッキングソフトウェア (Move-tr/2D v. 7.0, Library Inc., Japan) を用いて水平面上の x-y 座標を抽出した。ついで運動の定義は頭部運動の起始から餌への到達までとした。

運動学的特徴を条件間で比較するため、得られた位置座標から、頭部の運動速度と角速度を算出した。運動速度は動画内で連続する動画 2 フレームにおける座標の移動量から算出した。角速度は頭部からクチバシにむかベクトルについて、連続する 2 フレーム間の変位角から算出した。変数に対し、条件間で差が見られるかを線形混合モデルにより検討した。ランダム効果には個体差を指定した。モデルの有意性は尤度比検定により評価した。条件の効果が有意であった場

合、パラメータの 95% 信頼区間を推定し、条件間の比較を行った。餌取得の成功率についても、線形混合モデル (二項分布, ロジットリンク) を用いて同様の解析を行った。

追跡運動のメカニズムとして、先述した「単純追跡」および「一定航路法」の2つを想定した。それぞれに対する数理モデルは以下の通りであった。

単純追跡モデル

各時点の角運動を記述するため、以下に記述するモデルを用いた (図 3.1d)。なおモデルは、Fujioka et al. (2016) のコウモリの飛行捕食モデルを改変し適用した。

$$\frac{d\theta}{dt} = \frac{1}{\sigma} (\alpha \sin(\theta_{current}) + \beta \sin(\theta_{\tau})) \cdots (1)$$

$$\alpha = \sin(\phi)^2, \beta = \cos(\phi)^2 \cdots (2)$$

$\frac{d\theta}{dt}$ はカラスの角運動を示し、いわば水平面での旋回運動を意味する。 $\theta_{current}$ はある時点のクチバシから頭部に向かうベクトルと、頭部から餌へ向かうベクトルのなす角である。この角は、餌に向かって直線的に運動していれば 0 に近づくため、誤差として捉えることができる。 θ_{τ} は現在のクチバシから頭部に向かうベクトルと τ ms 後の頭部から餌に向かうベクトルのなす角である。つまり、 θ_{τ} は将来の餌の位置に対する誤差を表している。

カラスがオンライン運動制御に基づいて餌の追跡捕捉を遂行しているのであれば、ある時点での餌と自身のクチバシ方向の誤差 $\theta_{current}$ を小さくするように角速度を調節することが予測される。カラスが将来の餌の位置を予測し、その位置に向かって移動しているのであれば、 θ_{τ} の誤差を小さくするように角速度が調整されることが予測される。これら 2 つの誤差のどちらを減少させる運動制御を行うかを決定する重み付けパラメータが α, β である。 ϕ は (2) の制約の下、 α, β を規定するためのハイパーパラメータである。 σ は誤差低減のため角運動の程度を決める調整パラメータとして機能する。

モデル (1) を、実データの角速度に対する当てはめを行い、パラメータ σ, ϕ を推定した。推定にはベイズ統計モデリングを使用した。モデル (1) に関して、以下のような誤差構造を仮定し、パラメータ推定を行った。

$$\mu_{base} = \frac{1}{\sigma_{cond}} (\alpha_{cond} \sin(\theta_{current}) + \beta_{cond} \sin(\theta_{\tau})) \cdots (3)$$

$$\alpha_{cond} = \sin(\phi_{cond})^2 \cdots (4)$$

$$\beta_{cond} = \cos(\phi_{cond})^2 \cdots (5)$$

$$\dot{\theta} \sim Normal(\mu_{base}, \sigma_{data}) \cdots (6)$$

$$\phi_{cond} \sim Uniform(0, \frac{\pi}{2}) \cdots (7)$$

$$\sigma_{data} \sim Uniform(0, \infty) \cdots (8)$$

条件間で ϕ の値が異なるかを検討するため、両パラメータを条件によって変更している (3-5)。 $\dot{\theta}$ は実データの角速度であり、正規分布誤差を仮定した (6)。 ϕ_{cond} , σ_{cond} の事前分布には一様分布を用いた (7-8)。(7) の一様分布の範囲を $[0, \frac{\pi}{2}]$ としたのは、この範囲外では誤差を増大させる不自然な運動が含まれ、それらを除外するためである。

τ も推定の対象とした。モデル上は τ は実数であるが、実際のデータは高速カメラ (300 fps) で撮影した離散的なデータである。そこで、フレームを 1 枚ずつずらして θ_τ を計算し、各 θ_τ ごとに対数尤度を計算した。対数尤度が最大になる θ_τ を見つけ、その値を τ の推定値とした。

一定航路法モデル

一定航路法については以下のモデルを立てた。

$$\frac{d\theta}{dt} = \frac{1}{\sigma} (\alpha \sin(\frac{d\theta_{current}}{dt}) + \beta \sin(\frac{d\theta_\tau}{dt})) \cdots (9)$$

モデル (1) との違いは、カラスの角速度を決めるのが、追跡対象との間にできる角誤差ではなく、その角速度である点である。パラメータ α , β は、現在と将来それぞれに対する重み付けであり、モデル (1) と同様 $\alpha = \sin(\phi)^2$, $\beta = \cos(\phi)^2$ の制約を置いた。 θ , σ , ϕ についてはモデル (1) と同一である。

モデル (9) の当てはめには、以下のように誤差構造を仮定した。

$$\mu_{base} = \frac{1}{\sigma_{cond}} (\alpha_{cond} \frac{dsin(\theta_{current})}{dt} + \beta_{cond} \frac{dsin(\theta_\tau)}{dt}) \cdots (10)$$

$$\alpha_{cond} = \sin(\phi_{cond})^2 \cdots (11)$$

$$\beta_{cond} = \cos(\phi_{cond})^2 \cdots (12)$$

$$\dot{\theta} \sim Normal(\mu_{base}, \sigma_{data}) \cdots (13)$$

$$\phi_{cond} \sim Uniform(0, \frac{\pi}{2}) \cdots (14)$$

$$\sigma_{data} \sim Uniform(0, \infty) \cdots (15)$$

式 (10) は式 (3) を一定航路法に改変したものがある。それ以外の式 (11-15) は単純追跡モデル (4-8) と同一である。

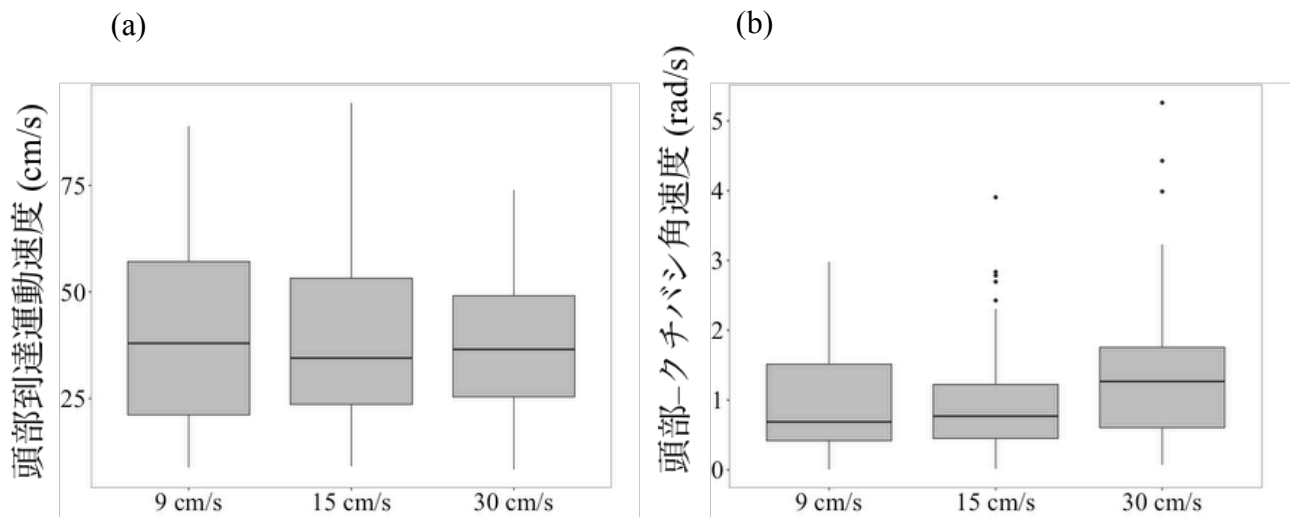


図 3.2 各条件における頭部の到達運動速度 (a) および角速度 (b)。箱ひげ図は、試行毎の平均値を元に作成された。

以上のモデルのパラメータを、変分ベイズ法により推定した (Carpenter et al., 2017; Kucukelbir et al., 2015)。各パラメータについて 1000 個の事後サンプルを用いて、推論に利用した。単純追跡モデルと一定航路法モデルのモデル比較には、ベイズファクター (Bayes Factor; BF) を使用した。ベイズファクターとは、2 つのモデル尤度比から算出される指標であり、統計モデルの確からしさの比較に使われる。この値が 1 のとき、モデル間で当てはまりに差がないことを意味する。一般に 3.2 以上で差 (Substantial) を主張でき 10 以上で一方のモデルを強く支持し (Strong), 100 以上で決定的な差 (Decisive) として解釈される (Jeffreys, 1961; Kaas, & Raftery, 1995)。以上の分析について、統計解析には R 3.4 を用いた。一般化線形混合モデルには lme パッケージ、尤度比検定には car パッケージ、ベイズ推定には rstan パッケージを使用した。

3.3 結果

合計 179 試行 (9 cm/s 条件 54 試行, 15 cm/s 条件 62 試行, 30 cm/s 条件 63 試行) を解析対象とした。餌の捕捉に失敗した試行は各条件 1 (1.85%), 4 (6.45%), 13 (20.6%) 試行であった。線形混合モデル (二項分布, ロジットリンク関数) への尤度比検定の結果, 速度条件は有意に成功率に影響を与えていた ($\chi^2_2 = 9.56, p < .01$)。パラメータの 95% 信頼区間を用いて条件間の比較を行った結果, 30 cm/s 条件とその他の条件の間に有意差が見られた。従って, 速度条件は追跡捕捉の困難さに影響していたと考えられる。なお, 9, 15 cm/s 条件では失敗試行が少ないため, 以下の解析では成功と失敗試行全てのデータを含めた解析を行った。

3.3.1 頭部運動速度・角速度の条件間比較

頭部運動速度, 及び角速度運動の平均値に対し, 線形混合モデルを当てはめた。モデルに対する尤度比検定の結果, 頭部運動速度については, 速度条件の効果は有意ではなかった ($\chi^2_2 = 0.48$, n.s.)。角速度についても有意ではなかった ($\chi^2_2 = 1.48$, n.s.)。

3.3.2 モデル分析の結果

単純追跡モデルにおける各条件の ϕ の事後平均値は, 9 cm/s 条件では 1.45, 15 cm/s 条件では 0.65, 30 cm/s 条件では 0.02 であった。事後サンプルから 95% 信用区間を構成したところ, 各条件の間で重複は見られなかった。パラメータ ϕ は $\pi/2$ のとき $\alpha = 1, \beta = 0$ となり, 現在の角誤差に基づいて頭部方向を決定していることを意味する。一方, ϕ が 0 に近づくほど, 将来の餌の位置に基づき角運動を遂行していることを意味する。従って, 速い速度条件ほど, 現在よりも将来の角誤差に重み付けて, ついばみ運動が制御されていることが示唆された。 τ の値は, 0.14 秒で最も当てはまりがよくなった。予測項がモデルの改善に寄与しているのかを調べるために, 式 (3) の β を 0 に固定し, 一切の予測をしないことを仮定したモデルと式 (3) のモデルをベイズファクターにより比較したところ, 式 (3) のモデルが採択された ($\text{BF} > 100$)。

一定航路法モデルの各条件の ϕ の事後平均値は, 9 cm/s 条件では 1.45, 15 cm/s 条件では

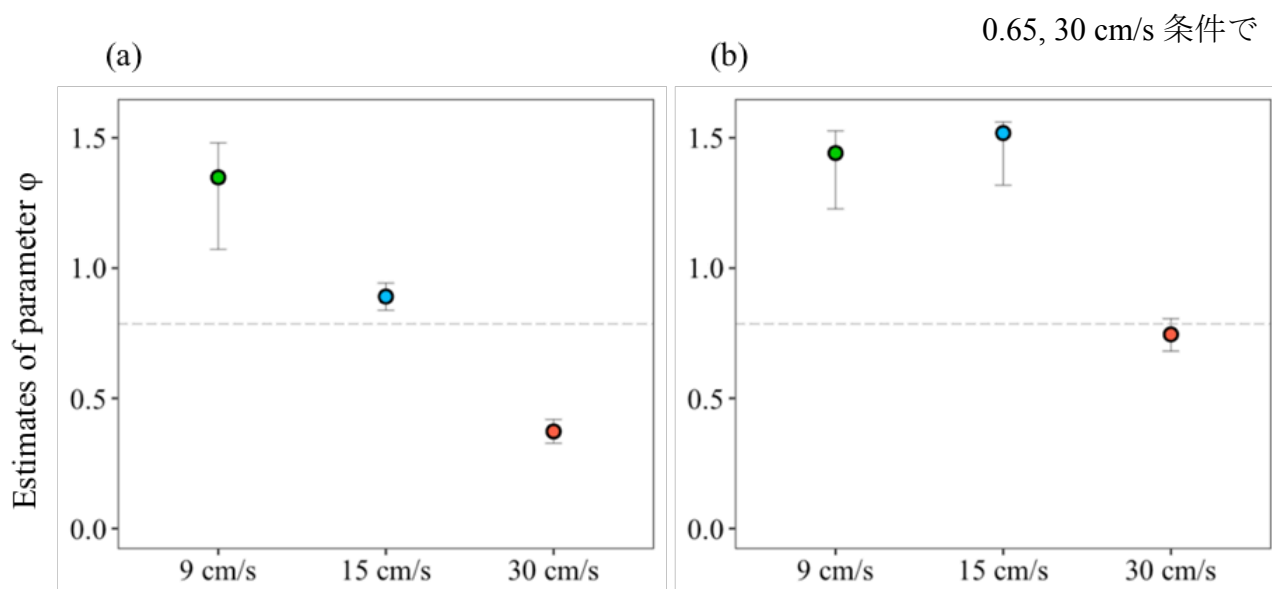


図 3.3 各条件における (a) 単純追跡モデル (b) 一定航路法モデルのパラメータ ϕ の事後平均値。エラーバーは 95% 信用区間を示す。 ϕ は値が大きければ現在の誤差に基づいて角運動が制御され, 0 に近づけば対象の将来の位置に基づいた運動制御がなされていることを意味する。破線は $\pi/2$ を示し, 現在と将来の θ への重み付けが $\alpha=\beta=0.5$ となる点である。

は 0.02 であった。95% 信用区間は、30 cm/s とその他 2 つの条件の間で重複していなかった。すなわち、15 cm/s 条件では、現在ではなく将来の餌の位置に対して重み付けたついでみ運動の予測的な制御が行われていることが示唆された。単純追跡と同様、式 (10) の β を 0 に固定したモデルと、式 (3) に従ったモデルを比較した結果、式 (3) に従うモデルが採択された ($BF > 100$)。最大尤度の τ の値は 0.06 秒であった。単純追跡と一定航路法のモデルを比較したところ、一定航路法モデルが採択された ($BF > 100$)。

3.4 考察

本研究の目的は、カラスの追跡運動制御の行動メカニズムを明らかにすることであった。従来、ついでみ運動の制御メカニズムに関する理解は、もっぱらハトを対象とした研究によって進められ、ついでみ運動中に軌道修正を行わないフィードフォワード運動制御により遂行されていると考えられてきた (Delius, 1985; Wilkinson, & Kirkpatrick, 2009; 2011)。しかし、研究 1 から、カラスはオンライン運動制御に基づき、ついでみ運動の軌道修正を行っていることが示された。研究 2 ではカラスのオンライン運動制御の機能的意義を検討するとともに、予測的なフィードフォワード運動制御との併用可能性を明らかにすることであった。オンラインおよびフィードフォワードによる制御メカニズムは、追跡対象の運動速度に応じて相対的な機能、すなわち、重み付けが変化すると仮説を立てた。この仮説を検証するために、移動する餌を追跡するカラスのついでみ運動について、さらに 2 つの異なるオンライン制御メカニズム「単純追跡法」「一定航路法」を仮定し、モデルベースの分析によって、行動メカニズムの同定を試みた。

統計モデル (3, 9) 分析の結果、餌の速度が 30 cm/s 条件ではパラメータの推定値 ϕ が下落した。この結果は、カラスのついでみ運動が追跡対象の将来の位置との角誤差に基づいて予測的に制御されていたことを示唆している。なぜなら、式 (3) の ϕ の値が $\pi/2 \approx 1.57$ のとき、ついでみ運動は現在の餌の位置との角誤差に基づいて調整され、 $\phi = 0$ のとき、将来の餌の位置との角誤差に基づいて調整されるからである。秒速 9 cm/s 条件では、ついでみ運動は、将来の餌の位置との誤差は殆ど寄与せず、現在の餌の位置に対する誤差に基づいて調整されていた。秒速 15 cm/s 条件では、他の 2 つの条件の中間程度の推定値となった。以上の結果から、動く標的に対するカラスの捕捉運動は、標的の速度が速くなるにつれ、現在の餌の位置に基づくオンライン制御から、次第に、将来の餌の位置の予測にもとづくフィードフォワード制御に重み付けを変える制御が行われていることが示唆された。

単純追跡モデルと一定航路法モデルの比較では、一定航路法モデルが採択された。両モデルの違いは、低減させるべき誤差にある。単純追跡では、自身の進行方向と対象物の位置方向との

なす角を減少させるように追跡運動が制御される。一方、一定航路法では、対象物及び自身の位置変化により生じる角速度に基づいて運動が制御される。網膜から中脳の低次の視覚情報処理では、網膜上における位置変位から対象物の運動を検出する機構が備わっている。例えば、カエルの網膜神経節細胞は角速度依存的に発火し、それにより捕食対象の運動を検知している (Finkelstein, & Grusser, 1965)。一定航路法が、効率性の高い追跡メカニズムであることを考慮すると、カラスの低次視覚情報処理においても、一定航路法が実装されている可能性がある。

対象物の速度に応じたオンラインおよびフィードフォワード制御の重み付け調整が行われずとも、単に速く移動する対象物には追跡運動の速度を上げるなど、運動自体を変化させ、ついでに成功させている可能性もある。そこで、頭部運動速度、並びに角速度を条件間で比較した。その結果、いずれの運動学的変数にも有意な差は見られなかった。その理由として2つの可能性が考えられる。第一に、運動速度、角速度には生物学的な限界があることが考えられる。研究1と2を通じて、カラスの通常の頭部到達運動速度は平均 40-50 cm/s であった。それ以上の速度の運動は、成果くさの低下を招くため、餌の速度条件により運動速度に差が生じなかったのかもしれない。第二の可能性として、本研究2で設定した速度条件が低かったことが挙げられる。カラスは平均約 40 cm/s で頭部運動を行っていた。この値は実験条件の最大値である 30 cm/s よりも高い。そのためカラスにとって、餌の捕捉には予測的運動のみで十分であり、運動速度を上昇させる必要性は低かったことが考えられる。ただし、予測的なフィードフォワード運動と、自身の速度を上昇させるという2つのメカニズムは、相互に排他的ではない。従って、今後の研究では餌の速度がさらに速い条件を設ける必要がある。

以上の結果から、カラスはオンライン運動制御を用いて移動する餌への追跡捕捉を行うことが判明した。カラスは単に現在の餌と自身の位置関係に基づき進行方向を決定するのみならず、餌の移動速度に応じて、将来の餌の位置を予測して運動を調整していることが示唆された。その運動制御様式は単純追跡ではなく、一定航路法である可能性が高い。一定航路法は、鳥類ではタカとハヤブサの飛行時の追跡捕食運動で報告がある (Brighton et al. 2017; Kane et al., 2015)。それらの種が飛行 (降下) によって対象物を捕捉する運動であるのに対し、本研究が検討した運動は、クチバシと首を用いたついで運動による捕捉であった。飛行とついで運動という、運動学的に異なる行動に、共通の感覚性制御が存在するかは、今後の検討課題である。

第4章 研究3: ハト、ハシブトガラスの身体延長に対する運動学習

4.1 目的: 鳥類の身体延長に関する学習可塑性の検討

ヒトを含む霊長類は、視覚、並びに体性感覚の多感覚情報処理を用いて、身体近傍空間をマッピングしている (Rizzolatti, & Luppino, 2001)。その身体空間の範囲は一定ではなく、学習を通じて変容する可塑性を備えていることが知られている (Maravita, & Iriki, 2004)。研究3では、鳥類における身体可塑性の存在を、行動実験から明らかにすることを目指す。具体的には、鳥類の主たる効果器であるクチバシに、擬似的なクチバシを装着し、クチバシの延長を行う。延長されたクチバシを用いた餌へのついばみ運動を記録し、その軌道から学習効果を検討する。

既に研究1から、両種に備わっている運動制御メカニズムの相違が明らかになっている。その種差は、クチバシ延長に対する学習の方略に対し、異なった予測をする。ハトのフィードフォワード運動制御に基づけば、クチバシ延長に対して、緩やかな学習過程が観察されることが予想される。フィードフォワード運動制御では、運動中の感覚情報は利用されず、学習はついばみ完了後に得られる感覚フィードバックに依拠せざるをえないためである。一方で、オンライン運動制御の下では、視覚を介した運動調節を、運動中に逐次的に行うことができる。従って、カラスはクチバシ延長に対し、即座に運動の調節を行うことが予測される。

4.2 方法

被験体

実験歴のないハト (性別不明, 290–349 g), 及びハシブトガラス (メス 3 羽, 510–715 g) をそれぞれ 3 個体ずつ用いた。その他の点は研究1と同様である。

計測方法

実験は、実験箱内で個別に行われた (ハトについては W 35cm × D 30cm × H 35cm, カラスについては W 60 cm × L 63 cm × H 45 cm)。実験箱内には、餌が呈示されるプラットホームが備え付けられていた (ハトについては W 24 cm × D 12 cm × H 1 cm, カラスについては W 39 cm × D 19 cm × H 10 cm; 図 4.1)。プラットホームの前部にはパネルが備え付けられており、被験体がプラットホーム上に侵入することを防いでいた (図 4.1a, b)。ハトのプラットホームには、前部パネルに 4.5 cm のスリット状の隙間が設けられており、ハトはその隙間

から餌をついばむことができた (図 4.1a)。カラスについては, 侵入防止用のパネルがプラットホームの底面から 8 cm の高さに取り付けられていた (図 4.1b)。カラスは, パネルの上方から餌に向かってクチバシを振り下ろすことで, 餌をついばむことができた。ハトとカラスでプラットホームの構造が異なるのは, カラスはスリットから餌をついばませると, 餌の前で頭部を静止させず, ハトのついでみ運動と相同性が取れなくなる試行が生じるためであった。ついでみ対象としては, ハトには麻の実をプラットホーム上に 10 個呈示し, カラスには直径約 1 cm の球状のチーズを 1 個ずつ呈示した。チーズ片は針金に取り付け, プラットホームの底面から 1 cm に浮かせた状態で呈示された。この呈示方法は, カラスは底面に置かれた餌をついばませた場合, 頭部の捻り運動が生じることがあり, クチバシの運動計測が困難になるためであった。

ハト, カラスのついでみ運動を撮像するため, プラットホーム側面に, ハイスピードカメラ (300 frame-per-second, Gig-E 200, Library Inc., Japan) を設置した。両種の上下クチバシの先端部にそれぞれ, トラッキングマーカーとして矩形にカットした白いテープを貼り付けた (ハトについては約 W 0.5 cm × D 0.5 cm, カラスについては約 W 1 cm × D 1 cm)。なお,

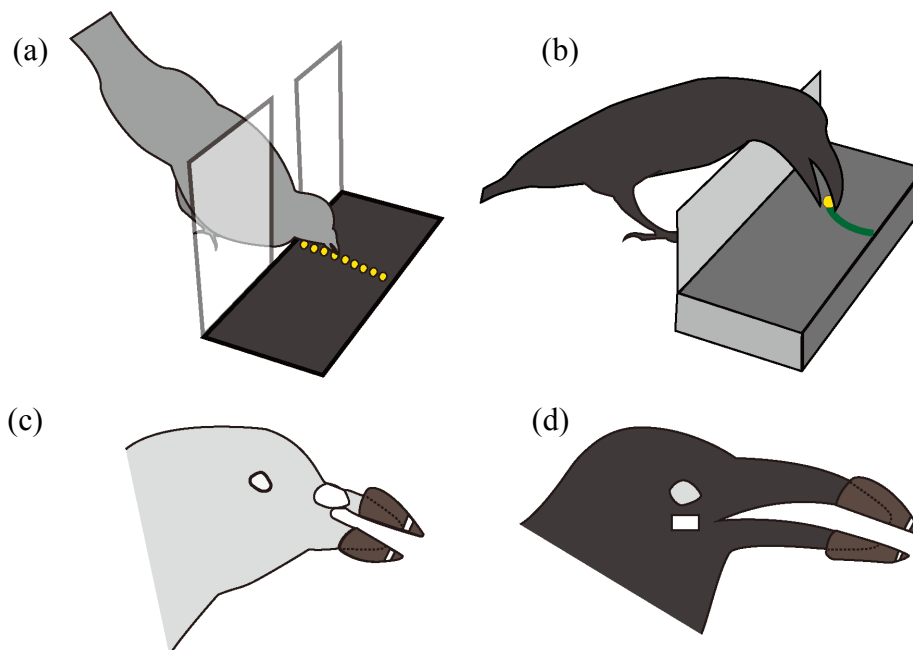


図 4.1 研究 3 概要図。(a) ハトの実験プラットホームのスキーマ図。ハトはスリット状の隙間から列状に並んだ餌をついばんだ。(b) カラスの実験プラットホームスキーマ図。カラスは 1 つずつ呈示された餌をついばんだ。白い矩形はトラッキングマーカーを示す。(c) ハトのクチバシ延長のスキーマ図。ハトは鼻瘤が白く, トラッキングが容易であったため, トラッキングマーカーはクチバシにのみ貼り付けた。(d) カラスのクチバシ延長のスキーマ図。カラスは上下クチバシに加えて, 頭部運動の検出のため眼の直下にもトラッキングマーカーを貼り付けた。

実験の様子は Matsui and Izawa (2017) の Supplementary Material にて動画で公開されている (<http://rsos.royalsocietypublishing.org/content/4/2/160796.figures-only>)。

手続き

研究 1 と同様に、実験は 4 つのフェイズで構成された。ハト、カラス両種にともに、control (1-3 セッション)、bill-extension (10 セッション)、bill-extension removal (1 セッション)、follow-up (1-3 セッション) の 4 つの実験フェイズを経験した。各個体 1 日に 1 セッションを経験し、removal フェイズと follow-up フェイズの間に 1 週間の期間を挟んだのを含め、実験は 20-22 日間で終了した。1 セッションはハトは最大 5 試行、カラスは 15 試行で構成されていた。各試行では、ハト 10 個の麻の実を、カラスは 1 個のチーズ片をついばんだ。即ち、ハトは 1 セッションに最大 50 回、カラスは 15 回餌をついばむ機会があった。被験体がすべての餌をついばむか、5 分以上餌への反応が見られなかったとき、その日のセッションを終了した。試行間での餌の設置は、実験者が手動で行った。

control フェイズでは、被験体は通常のクチバシで、ハトは 15 試行、カラスは 30 試行を経るまで 2-3 セッションを経験した。control フェイズの最終日に、被験体は 10 分程度の手術によって、上下クチバシ双方に擬似クチバシを装着された (図 4.1c, d)。手術はイソフルラン (Mylan Inc., USA) の麻酔下で行われた。研究 1 と異なり、bill-extension セッションの前日に手術を行ったのは、麻酔の影響を除去するためであった。ただし、手術は control セッション後の追加給餌の後に行ったため、bill-extension フェイズの初回セッションでは、擬似クチバシをつけてから初めてのついばみ運動を記録することができた。擬似クチバシはデンタルレジンにより、元のクチバシに合うよう作成し、医療用接着剤で取り付けた。飼育ケージでの採餌は餌で満たされたフードトレイで行ったため、擬似クチバシの装着はケージ内でのついばみを障害してはいなかった。擬似クチバシは、ハトで 0.5 g、カラスで 5.0 g の重さで、ハト、カラスそれぞれ 1 cm、2 cm のクチバシ延長であった。元のクチバシの長さはハトで 2.3 ± 0.1 cm、カラスで 6.5 ± 0.1 cm であったため、延長比率はハトで 1.43 ± 0.02 、カラスで 1.31 ± 0.01 であった。擬似クチバシの形状は可能な限りそれぞれの種に合う形にすることで、ついばみ運動の軌道に影響しないよう留意した (図 4.1cd)。

麻酔から覚醒した 24 時間後に、bill-extension フェイズの初回セッションを行った。bill-extension フェイズでは、擬似クチバシを装着した状態で、control フェイズと同一のプラットフォーム上で餌のついばみを行った。bill-extension フェイズは合計 10 セッション行っ

た。擬似クチバシは、実験セッション終了後も装着し続けたため、被験体は実験後の追加給餌や、その他の活動もクチバシが延長した状態で行った。bill-extension の 10 セッション目が完了した次の日に、擬似クチバシを接着剤除去液によって除去し、removal フェイズを行った。擬似クチバシの除去は、痛みを伴わず、5 分以内に完了したため、麻酔下では行わなかった。removal フェイズでは、クチバシ延長への運動残効を検討した。仮に、被験体が 10 セッションの bill-extension フェイズの間に、クチバシ延長へ順応し、延長したクチバシに合わせたクチバシ操作を学習していれば、removal フェイズでもその運動パターンが運動残効として残ることが予測される。特に、運動中に視覚を介さないフィードフォワード運動制御により、ついでみ運動を実行していれば、学習シグナルは餌に衝突した際の体性感覚刺激に依拠せざるをえない。従って、フィードフォワード運動制御では、クチバシ延長への順応後、擬似クチバシを除去しても即座に元のついでみ運動に再調節することが困難であると考えられる。具体的には、ハトの removal フェイズでは、クチバシの開閉のタイミングが control フェイズよりも早くなる運動残効が生じることが予想される。一方で、カラスは、視覚に基づいてオンラインに自身の運動を逐次修正していることが研究 2 から判明している。そのようなオンライン運動制御の下では、運動残効が生じない可能性が高い。なぜなら、オンライン制御では、クチバシ先端と餌の位置を視覚的に定位しながら運動するため、クチバシの長さに関わらず正確な運動を遂行することができると考えられるためである。

運動残効は、不可逆的な運動の変容ではなく、通常一時的な効果である。従って、removal フェイズで運動残効が生じたとしても、ケージ内での給餌で繰り返しついでみ運動を行っていれば、ついでみ運動は control の水準に回復することが予想される。その可能性を検証するために、removal フェイズの 1 週間後、follow-up フェイズとして、各個体 30 回のついでみ運動を記録した。

解析方法

ハイスピードカメラで撮像した動画から、トラッキングマーカの x-y 座標をトラッキングソフト (Move-tr/2D v. 7.0, Library Inc., Japan) により抽出した。研究 1, 2 と異なり、本研究では矢状面の被験体の動きを抽出した。頭部の捻り運動により、トラッキングマーカが動画からフレームアウトしたついでみのデータは、解析から除外した。ついでみ運動は対象の餌に向かって頭部を向け、瞬間的に静止する「固視」を終え、動き始めた瞬間を開始とし、クチバシの閉口運動が完了したタイミングを終了とした。クチバシ延長がついでみ

運動の成績に及ぼす影響を調べるために、餌の摂食の成功率を算出し、各フェイズによる成功率の変動を、一般化線形混合モデル(二項分布, ロジットリンク関数)を用いて比較した。モデルには応答変数としてついでみ成功率, 説明変数として実験フェイズ, ランダム効果には個体差を含めた。説明変数の有意性は尤度比検定により評価した。フェイズ間の成功率の差の比較には、モデルの推定パラメータの 95% 信頼区間を用いて、control フェイズとの間に差が見られるかを検討した。

運動学的解析には、ついでみ運動中のクチバシの矢状面 x-y 座標を用いた。抽出した座標には事前に 5 Hz のバターワースのローフィルターにより平滑化をかけ、計測ノイズを除去した。その後、クチバシ開タイミング、ついでみ運動距離、平均頭部到達運動速度、及び平均頭部到達運動加速度を、各ついでみ運動について算出した。クチバシ開タイミングは、上下のクチバシの開け幅の最大値の 20% 時点として計算した。ついでみ運動距離は、ついでみ運動の開始から終了までの頭部運動の距離とした。平均頭部到達運動速度、平均頭部到達運動加速度は、ついでみ運動中の瞬間的な運動速度、加速度の平均値として算出した。

クチバシの延長により、餌にクチバシが接触するまでの時間が元のクチバシによるついでみに比べて短くなるため、ついでみ運動の開始が時間的に早くなることが予想される。この予想を検証するために、線形混合モデルを用いて、クチバシ開タイミングのフェイズ間変動を解析した。説明変数としては、実験フェイズ (control, bill-extension, removal, follow-up) をモデルに含めた。しかし、クチバシを開けるタイミングは他の運動学的変数(ついでみ運動距離、平均頭部運動速度、及び平均頭部運動加速度)の影響も受けることが、予備的検討の時点で判明していた。そこで、ついでみ運動距離と平均頭部到達運動加速度も共変量として説明変数に加えた。平均頭部到達運動速度は、平均頭部到達運動加速度と多重共線性が見られたため、最終的な解析では共変量として用いなかった。従って、最終的な解析では、説明変数としてフェイズ、ついでみ運動距離、平均頭部到達運動加速度の 3 つの変数がモデルに含まれた。説明変数の有意性は尤度比検定を用いて検定し、フェイズ間の比較はパラメータの 95% 信頼区間により行った。全ての解析は、R 3.4 (R Core Team, 2016) 上で実行した。一般線形混合モデルには lme4 パッケージ (Bates et al., 2015), 尤度比検定には car パッケージ (Fox, & Weisberg, 2011) を使用した。

4.3 結果

ハトのついでばみ運動は3個体の合計で974回の運動を記録した (control: 118, bill-extension S1: 49, S2-4: 221, S5-7: 231, S8-10: 84, removal: 84, follow-up: 53)。モデルの推定値の安定性を向上させるため, bill-extension フェイズは, 初回セッション以外は3セッションごとにまとめて解析を行った。上クチバシ, 及び下クチバシの運動軌道を図4.2に示す。擬似クチバシを装着されていない control フェイズでは, クチバシの開口幅が餌に接近するにつれて上昇し, 餌に接触する直前に閉口しているのが見て取れる (図4.2a)。擬似クチバシを装着した初日のセッションである S1 では, ハトではクチバシを閉じる運動が見られず, クチバシ延長により餌に接触するまでの時間が短縮したことを補償できていない (図4.2a: S1)。その傾向は, 後続するフェイズでも続いている (図4.2a: S2-4, S5-7, S8-10)。一方, removal フェイズでは, control フェイズと比較して開口運動が早まっており, 餌に未到達な時点でクチバシによる把握運動を遂行している。ただし, removal フェイズでの効果は follow-up では見い出せず, 開口運動が control の水準に戻っていることが見て取れる (図4.2a: follow-up)。

カラスのついでばみ運動は3個体合計で378回の運動を記録した (control: 80, S1: 23, S2-4: 61, S5-7: 65, S8-10: 88, removal: 30, follow-up: 31)。擬似クチバシ装着直後である S1 では開口幅の減少し, 閉口運動が餌への接触直前に見られない (図4.2b: S1)。すなわち, カラスにおいてもクチバシ延長はついでばみ運動の外乱として機能していたと考えられる。しかし,

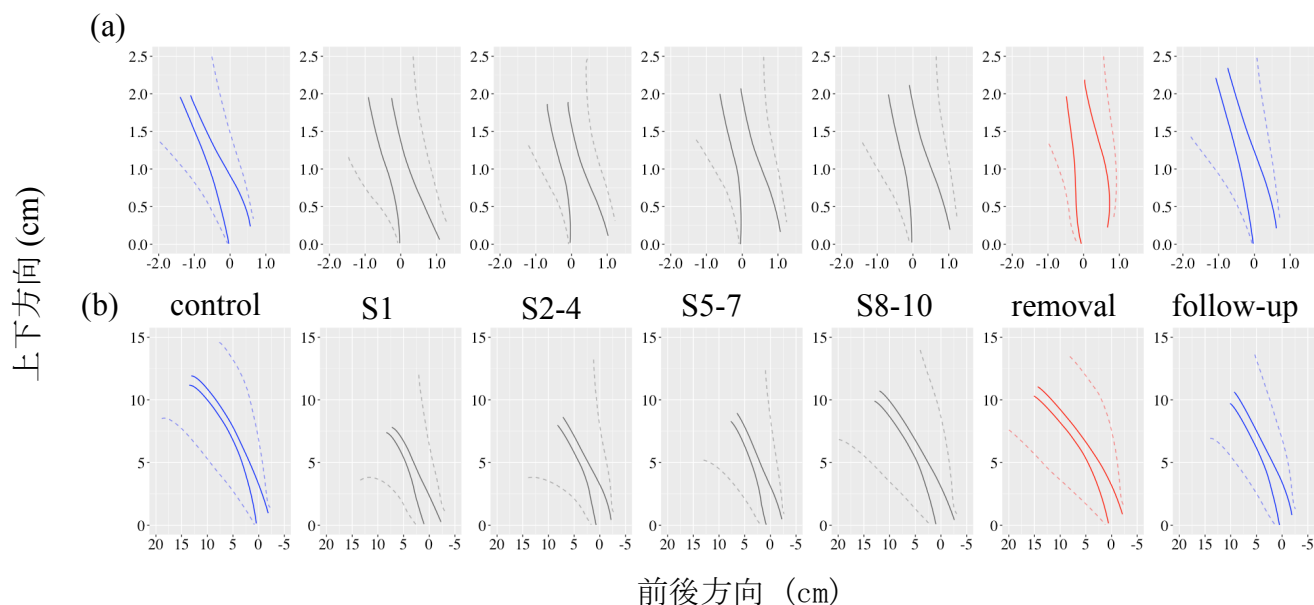


図4.2 各フェイズのついでばみ運動軌道。実線は平均軌道, 破線は1SDの範囲を示す。
(a) ハトのデータ (b) カラスのデータ

その後の bill-extension フェイズでは control の軌道と大きくは変わらない (図 4.2b: S2-4, S5-7, S8-10)。ハトの結果と異なり, removal フェイズでは, クチバシの開口運動が早まっておらず, control, 並びに follow-up フェイズと類似した軌道を描いている (図 4.2b: removal)。従って, カラスが擬似クチバシの装着/除去に対し即時な運動調節を行っていたことが示唆される。

4.3.1 ついばみ成功率

ハトのついばみ成功率はクチバシ延長により大きく下落した (図 4.3a)。フェイズ間でのついばみ運動の成功率差を検討するため, 応答変数についばみ運動の成功率, フェイズの効果を説明変数にとった一般化線形混合モデル (二項分布, ロジットリンク関数) による解析を行った。尤度比検定の結果, フェイズの効果は有意であった ($\chi^2_7 = 189.41, p < 0.001$)。フェイズ間の差を, 推定されたモデルパラメータの 95% 信頼区間を用いて比較したところ, control とすべての bill-extension フェイズの間の差が見られた。つまり, ハトでは 10 セッションの間のクチバシ延長において, ついばみ成功率が control のレベルまで回復しなかった。ついばみ成功率の下落は removal フェイズでも見られた。removal フェイズでは, 被験体は元の長さのクチバシでついばみ運動を遂行している。従って, 被験体が bill-extension 中に運動学習を行っていないければ, ついばみ成功率は control フェイズの水準に回復することが予想される。この removal フェイズの結果は, 運動学習の効果は bill-extension フェイ

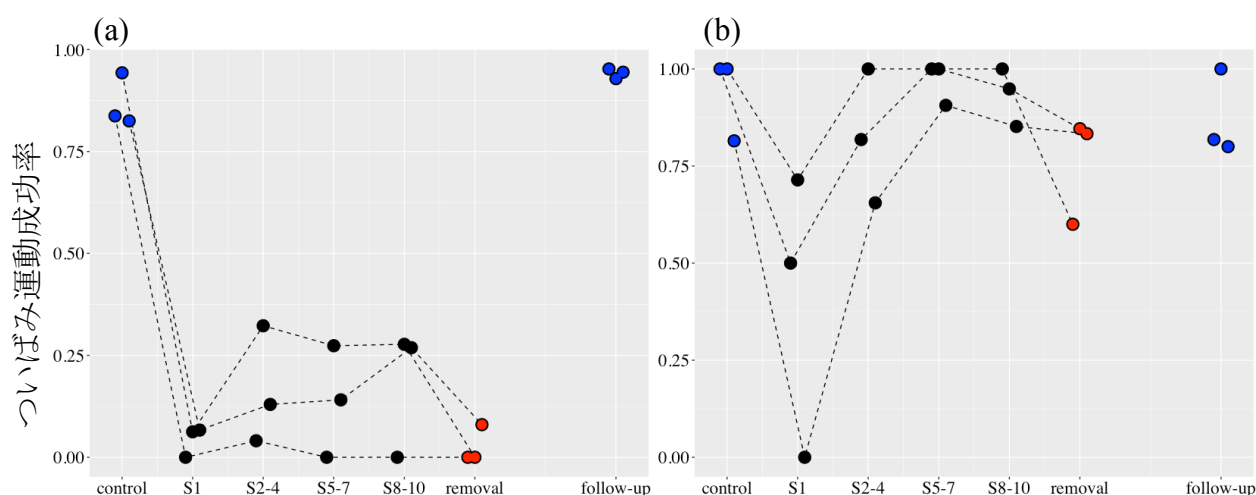


図 4.3 各フェイズのついばみ運動成功率。各線は各個体を示す。(a) ハトのデータ (b) カラスのデータ

ズ中には顕在的に現れてはいないものの、ハトがクチバシ延長に対し潜在的には運動学習を行っていたことを示唆する。

ハトのプラットフォームでは、餌が 10 個列状に呈示されるという、カラスのプラットフォームとの手続き上の相違があった。ハトは餌に対し、逐次的についばみ運動を遂行するため、餌の位置、及びついばみ運動の順番が餌取得の成功率に影響を及ぼす可能性があった。その可能性を検証するために、ついばみ運動成功率を応答変数、餌の位置、ついばみ運動の順序、並びにそれらの交互作用を説明変数とした一般化線形混合モデル (二項分布、ロジットリンク関数) を実行した。結果、いずれの説明変数にも有意な効果は見られなかった (餌の位置: $\chi_1^2 = 0.01$, $p = 0.91$, n.s.; ついばみ運動の順序, $\chi_1^2 = 0.07$, $p = 0.79$, n.s.; 交互作用, $\chi_1^2 = 2.07$, $p = 0.15$, n.s.)。従って、ハトのプラットフォーム上には 10 個の餌が列上に並んでいたものの、その配置、及びついばみの順序は成功率に影響していなかったと言える。

ハトの結果と比べて、カラスではクチバシ延長によるついばみ成功率の下落は、一時的なものであった (図 5.3b)。一般化線形混合モデルによる解析の結果、フェイズの効果は有意であった ($\chi_7^2 = 53.52$, $p < 0.001$)。95% 信頼区間によりフェイズ間の差を比較したところ、control と比べて成功率が下落していたのは bill-extension フェイズの第 1 セッション (S1) のみで、それ以降のフェイズについては、control と差が見られなかった。すなわち、S2 以降のついばみ成功率は control の水準に戻っていた。擬似クチバシ除去直後の removal フェイズにおいても、成功率の下落は見られなかった。以上の結果は、擬似クチバシの装着/除去によるクチバシの変長に対し、カラスは素早く運動を調節していたことを示唆する。

4.3.2 クチバシ開タイミング

ハトのクチバシ開タイミングを応答変数とした線形混合モデルの結果、フェイズ ($\chi_7^2 = 2927.26$, $p < 0.001$; 図 4.4)、ついばみ運動距離 ($\chi_1^2 = 1991.59$, $p < 0.001$; 図 4.5)、平均頭部到達運動加速度の効果いずれも有意であった ($\chi_1^2 = 1542.40$, $p < 0.001$; 図 4.6)。クチバシ開タイミングは、擬似クチバシ装着直後 (S1) においては、正の方向に変化している (図 4.4a)。この結果は、クチバシの開口タイミングがクチバシ延長によって、元のクチバシよりも遅くなっていることを示している。その後の bill-extension phase (S2-4 から S8-10) においても、クチバシ延長によりクチバシ開タイミングは遅くなる傾向が見られたが、差は検出されなかつ

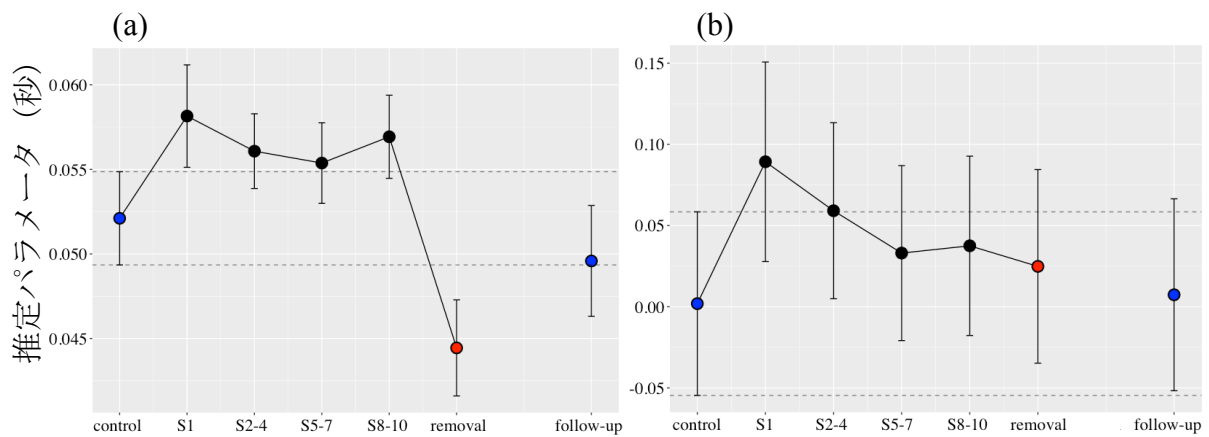


図 4.4 線形混合モデルで推定された、各フェイズのついでみ開のモデルパラメータ。エラーバーは 95% 信頼区間を示す。(a) ハトのデータ (b) カラスのデータ

た。一方で, **removal** フェイズは推定パラメータが **control** よりも負の値に変化していた。この結果は, 擬似クチバシの除去直後, クチバシの開タイミングが時間的に早まったことを意味する。**removal** フェイズの 1 週間後に行った **follow-up** フェイズでは, クチバシ開タイミングは **control** の水準に戻っていた。

クチバシ開タイミングも, 餌の呈示位置とついでみの順序の影響を受ける可能性があった。そこで, ついでみ成功率の解析と同様に, クチバシ開タイミングを応答変数, 餌の位置, ついでみ運動の順序, 並びにそれらの交互作用を説明変数とした線形混合モデルを実行した。結果, いずれの説明変数についても有意な効果は検出されなかった (餌の呈示位置, $\chi_1^2 = 0.03$, $p = 0.99$, n.s.; ついでみ運動の順序, $\chi_1^2 = 0.09$, $p = 0.76$, n.s.; 交互作用, $\chi_1^2 = 0.02$, $p = 0.88$)。以上の結果から, ハトの餌呈示方法はカラスと異なり, 複数の餌を逐次的についでむような実験事態ではあったものの, 個々のついでみは独立した運動として見なすことができると考えられる。

カラスのクチバシ開タイミングは, ハトのような顕著な差がフェイズ間で見られなかった (図 4.4b)。線形混合モデルの結果, フェイズ ($\chi_7^2 = 44.98$, $p < 0.001$), ついでみ運動距離 ($\chi_1^2 = 611.86$, $p < 0.001$), 頭部到達運動加速度 ($\chi_7^2 = 44.98$, $p < 0.001$) が有意であった。しかし, フェイズ間の差を 95% 信頼区間で比較したところ, いずれのフェイズの間でも差は見られなかった。

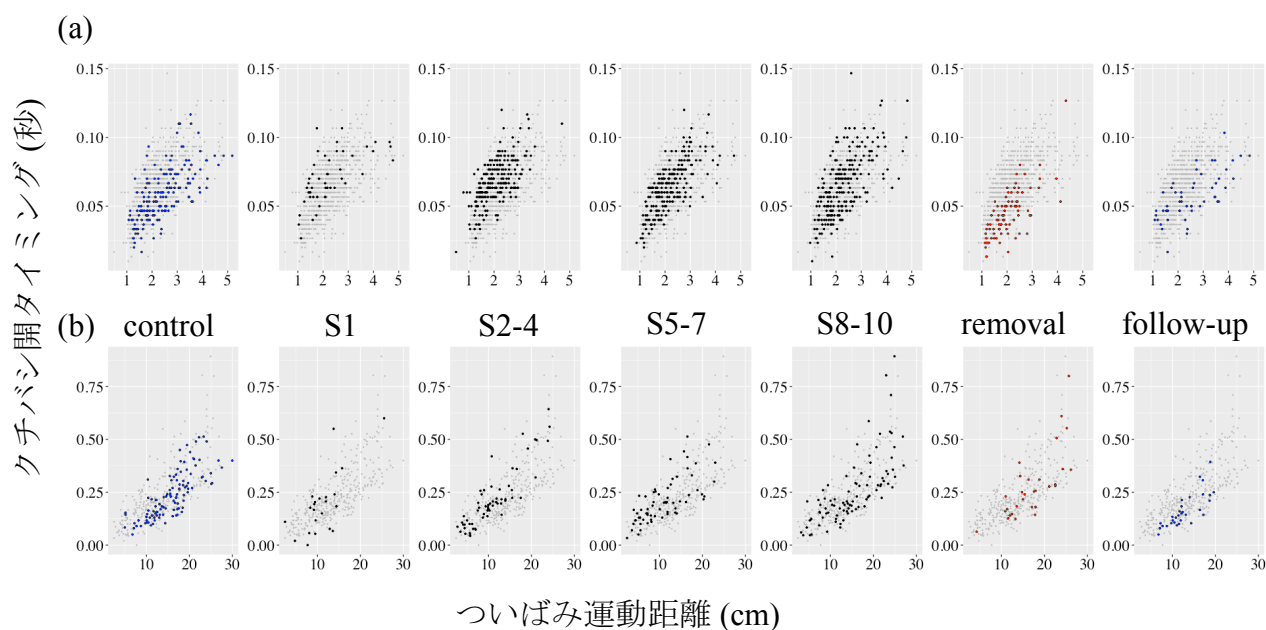


図 4.5 ついばみ運動距離とクチバシ開タイミングの散布図。各点は各ついばみ運動を示す。色付きの点が各フェイズを表し、背景の半透明の点はその他のフェイズを表す。(a) ハトのデータ (b) カラスのデータ

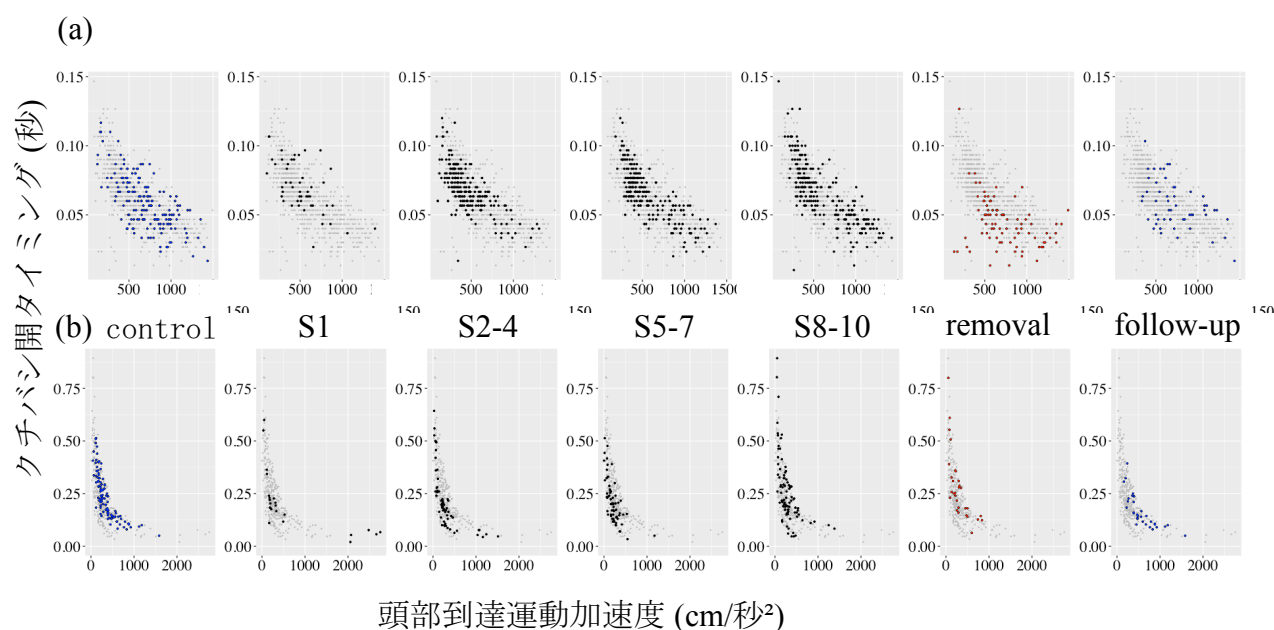


図 4.6 頭部到達運動加速度距離とクチバシ開タイミングの散布図。各点は各ついばみ運動を示す。色付きの点が各フェイズを表し、背景の半透明の点はその他のフェイズを表す。(a) ハトのデータ (b) カラスのデータ

4.3.3 ついばみ運動距離

ついばみ運動距離がフェイズ間で変化しているかを、線形混合モデル、及び 95% 信頼区間を用いて検討した。線形混合モデルの結果、フェイズの効果はカラス ($\chi^2 = 235.21$, $p < 0.001$), ハト ($\chi^2 = 1656$, $p < 0.001$) とともに有意であった (図 4.7)。信頼区間により, control と

その他のフェイズの差を比較したところ、ハトでは **control** フェイズと、いずれのフェイズの間でも差が見られなかった。一方で、カラスでは **control** と比べて、S1, S2-4, S5-7 でついでみ運動距離が下落していた。

4.3.4 頭部到達運動加速度

頭部到達運動加速度に関しても線形混合モデルの結果、カラス ($\chi^2_7 = 89.551, p < 0.001$), ハト ($\chi^2_7 = 180.84, p < 0.001$) 共にフェイズの効果が有意であった (図 4.8)。しかし、95% 信頼区間により **control** フェイズと他のフェイズの差を検討したところ、両種ともにいずれのフェイズも **control** との間に差は見られなかった。従って、クチバシ延長は、クチバシ重量を変えてしまうものの、到達運動の運動学的性質には大きく影響はしていなかったと考えられる。

4.4 考察

本研究の目的は、鳥類の効果器の延長に対する運動の学習可塑性を、ハト、カラスを用いて検証することにあった。フィードフォワード運動制御、及びオンライン運動制御という、両種の運動制御メカニズムの相違から、クチバシ延長の影響が種間で異なることが予想された。実際に、両種ともに運動学習の効果が確認されたものの、運動学習のメカニズムには種間で差が存在することが示唆された。

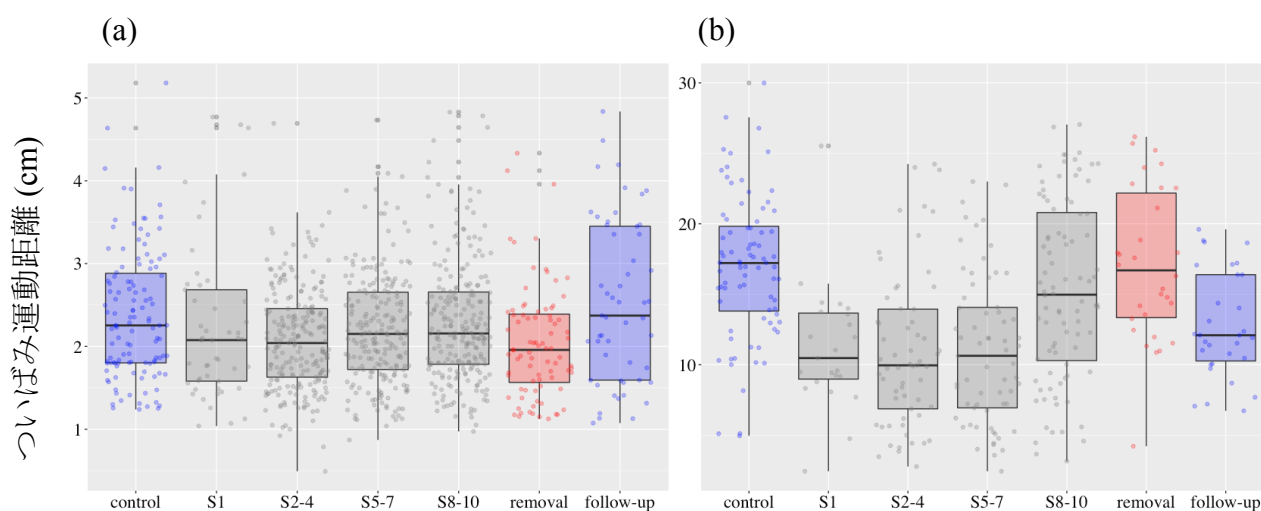


図 4.7 各フェイズのついでみ運動距離。各点は各ついでみ運動を示す。(a) ハトのデータ (b) カラスのデータ

ハトでは, **bill-extension** フェイズ中に顕在的な運動学習は, 成功率, クチバシ開タイミン
グともに見られなかった (図 4.3a; 4.4a)。しかし, **removal** フェイズで運動残効が生じたこと
から, 潜在的には学習を行っており, その効果が **removal** で表出したと考えられる。ハト
は, ついばみ運動中目を閉じることが知られている (LaMon, & Zeigler, 1984; 松井, 2016;
Matsui, & Izawa, 2017; 図 1.1)。従って, ハトが学習に用いた感覚情報は体性感覚であると考
えられる。ハトのついでみ運動は, 固視の段階で運動のプランニングが行われているが, そ
の際, ついばみ対象との距離, 及び対象の大きさから, クチバシを開けるタイミングが決定
されている (Klein et al., 1985; Theunissen et al., 2017)。プランニングに基づいて運動を遂行
すれば, それと実際の体性感覚入力との差分を取ることができる。ハトは, その予測誤差を
教師信号として, 学習していた可能性が考えられる。

カラスの結果は, ハトとは対照的であった。カラスはついでみ成功率が, **bill-extension** フ
ェイズの S1 の後は **control** と差がなくなり, ハトと比較して急速な成功率の回復が見られ
た (図 5.3b)。クチバシ開タイミンには, フェイズ間で差が見られなかった (図 4.4b)。こ
れらの結果は, カラスがクチバシ延長に対し即座に運動調節を行っていたことを示してい
る。そのような運動調節が見られたことは, カラスのオンライン運動制御とは整合的な結
果である。カラスにおいて変化した運動学的変数は, ついでみ運動距離であった。ついで
み運動距離は, **control** と比較して, **bill-extension** フェイズで下落していた。近距離からのつ
いでみ運動は, 遠距離から到達するよりも, 微細な運動制御が容易である可能性が高い。従

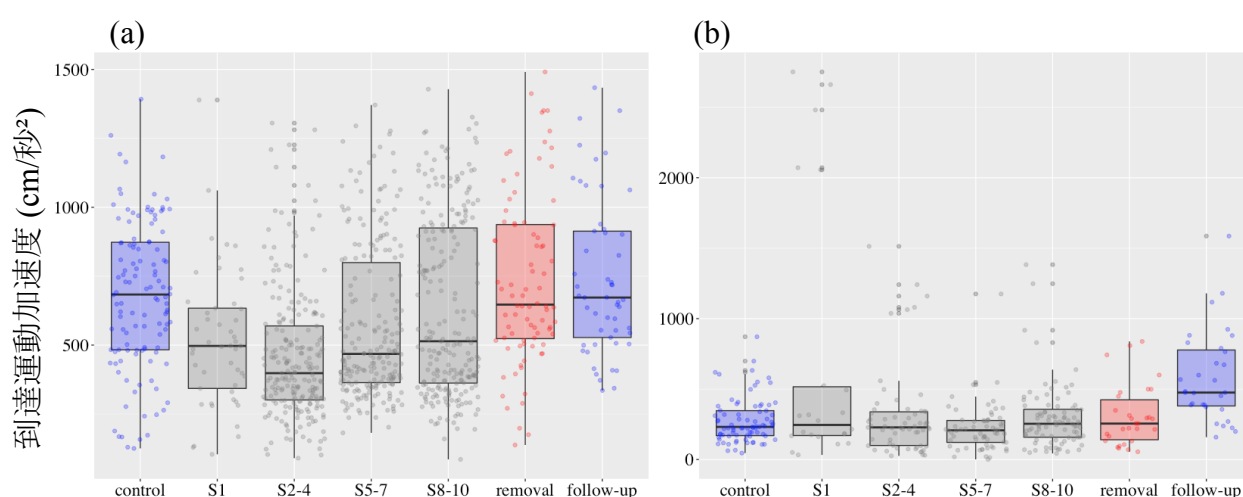


図 4.8 各フェイズの到達運動加速度。各点は各ついでみ運動を示す。(a) ハトのデータ
(b) カラスのデータ

って、クチバシ運動距離が下落した結果は、カラスはクチバシの延長というついでみ運動への外乱に対し、より餌の側から運動を開始することで、対応していたことが示唆される。

以上の結果から、ハト、カラスともに身体延長に対する運動学習を見せ、両種のついでみ運動の学習可塑性の存在が示された。しかし、その学習メカニズムには種間で差が存在することが示唆された。ハトは、フィードフォワード運動制御に基づいて運動を遂行しており、学習は運動完了後の感覚フィードバックを用いている可能性が高い。そのようなハトの学習は、クチバシの開口のタイミングに関する学習であると考えられる。一方、カラスは、視覚により逐次的に自身の運動を修正するオンライン運動制御に基づいた学習を行っていた。次章の研究4では、本パラダイムにおける学習の神経基盤を明らかにすることを目指す。

第5章 研究4: 身体延長に対する運動学習の神経基盤

5.1 目的: クチバシ延長の運動学習には、大脳の神経可塑性が関与しているか？

研究3から、鳥類の身体延長に関する学習可塑性が行動レベルで示された。しかし、それと同時に、ハト、カラスでは運動制御メカニズム上の相違から、その学習についても異なる方略を取っていることが示唆された。本研究では、身体延長に対する運動学習に関与する大脳領域を同定することを通じて、鳥類の身体延長に関する可塑性の神経基盤を明らかにする。

鳥類のクチバシ運動制御に関しては、その感覚性制御基盤である大脳にある神経核について、その機能的、解剖学的特徴がよく調べられている (Wild et al., 1984; Zeigler et al., 1969)。n.bas は、解剖学的には、脳幹 PrV から視床を介さずに大脳に直接体性感覚の入力を受けるといふ、特徴的な体性感覚野を構成している。その後は、大脳の frontal nidopallium を介して、運動出力部である大脳の arcopallium に投射している。N.bas 損傷は、ついでに運動の採餌効率を下落させるが、これは体性感覚のフィードバックの欠如がもたらす運動障害であると考えられている (Jäger, 1990; Wynne, & Delius, 1996; Salzen et al., 1975; Schall, & Delius, 1991; Zeigler, & Karten, 1973; Zeigler et al., 1975)。体性感覚野が運動制御、運動学習における感覚フィードバックを送り、学習の成立に重要な役割を有していることは、哺乳類の S1 の研究からも報告されている (Faraji et al., 2013; Mathis et al., 2017)。

クチバシ以外の体性感覚は、大脳の hyperpallium に表現されている (Den, & Wang, 1992; Wild, 1987b)。Hyperpallium は、発生学的な観点からは哺乳類の一次感覚野と相同な領域であると考えられている (Medina, & Reiner, 2000)。Hyper pallium のついでに運動への関与は、研究が少ない。しかし、電気生理学的な記録から、ついでに運動と相関して活動するという報告が2件ある (Boiko, & Bureš, 1985; Boyko, & Bures, 1975)。Hyperpallium にはクチバシの体性感覚はないが、首の刺激に応答するニューロンが見つかったため、ついでに運動における首の運動に関与している可能性が示唆される (Wild et al., 1987b)。

通常をついでに運動の体性感覚基盤はこれまで多くの蓄積がある一方、その学習可塑性に、いかなる領域が寄与しているかは未知である。そこで本研究では、鳥類のついでに運動の学習可塑性の神経基盤を、免疫組織学的染色法を用いて検討した。動物の脳機能を評価する方法には、電気生理学的方法、脳の局所損傷による行動評価、fMRI や PET などの脳機能イメージング法などがあるが、それぞれ長所と短所がある。電気生理学的方法や脳の局所損傷は、あらかじめ機能を評価する脳部位が正確に定められていなければならない。従って、電気生理学的方法や局所損傷は、今回のように調べるべき脳領域自体が未知の場合に

は適さない。脳機能イメージング法は、脳全体の活動を計測することができるが、動物用の fMRI や PET は国内外で利用できる施設が限られている上に、動物を計測装置内で動かないように拘束しなければならない。故に、本論文で扱うような運動課題には不向きである。免疫組織学的染色法は、一定時間内の神経細胞の累積的活動を計測しており、時間分解能は低いものの、脳全体の活動を評価することができる。加えて、標識するタンパクの種類によって、当該領域でどのような分子的反応が生じていたのかを、推論することができる。

本研究では、運動学習の神経基盤を調べるために、c-fos 免疫染色、及び BDNF 免疫染色を用いる。C-fos 遺伝子は神経活動に随伴して読み出される最初期遺伝子と称される転写調節因子の 1 つであり、その産生タンパクである c-fos は神経活動のマーカーとして、課題遂行中に行動に対応する神経応答の計測に用いられる。BDNF は、神経細胞の成長やシナプスの可塑性に関与するタンパク質である (Harward et al., 2016; Poo, 2001; Tanaka et al., 1997)。その機能的側面から、即座的な神経活動ではなく、学習に伴い神経細胞が可塑的に変容する過程を反映していると考えることができる。

5.2 方法

被験体

実験歴のないハト 20 個体を用いた。それらのうち 19 個体を c-fos タンパクの発現量計測に、17 個体を BDNF の発現量計測に用いた。多くの個体が 2 つの計測間で重複しているのは、同一個体の脳切片を分けて染色し、それぞれ 2 つの計測に用いたためである。被験体の飼育法は研究 1 と同様であった。なお、カラスに関しては、抗体の免疫反応の特異性が担保できなかったため、研究 4 はハトのみを対象とした。

手続き

クチバシ延長に対する異なる時点での神経レベルの変化を検出するために、人工クチバシ装着直後、及び、装着 10 日後における神経応答を、クチバシ延長のない対照群と比較した。本実験における行動課題は、後述するついでみ時間を除き、研究 3 と全く同じであった。したがって、解析対象時点となったクチバシ装着直後および 10 日後はそれぞれ、研究 3 における S1 フェイズおよび S10 フェイズに当たる（以降ではこれらの時点を単に S1, S10, 対照群を control と記す）。c-fos の計測には control に 7 個体、S1 に 7 個体、S10 に 5 個体を用いた。BDNF の計測には control に 6 個体、S1 に 6 個体、S10 に 5 個体を用いた。本実験で用いた手法では、累積的な神経活動が検出されるため、解析対象となる行動を繰り返

し被験体に行わせる必要があった。それ故、本実験では、ついで回数 (試行数) が研究 3 とは異なり、20 分間の自由摂食を設け、餌を食べきった場合は実験者が逐次補充することとした。

免疫組織学的染色法

実験課題終了後、被験体を暗転した実験室に 30 分滞在させた。c-fos タンパクの発現は、発現元の神経細胞が関わる情報処理の後、20-60 分付近にピークがあるとされるためである。部屋を暗室化したのは、30 分の間に取りうる行動を少なくすることで、計測ノイズを減らすためであった。その後、ペントバルビタールナトリウム (0.1 ml/100 g, 共立製薬, 日本) を静脈注射による深麻酔下において、9% 生理食塩水及び 4% パラホルムアルデヒドによる灌流固定を行った。灌流固定後、脳を摘出し、最低 72 時間、30% ショ糖液に漬け、脱水した。十分に脱水ができたことを確認した後、凍結切片作成装置を用い、40 μ m の厚さで、矢状断面の連続切片を作成した。連続する 3 枚の切片を 1 セットとし、うち 2 枚を c-fos と BDNF の免疫染色に用い、残りの 1 枚を細胞体色素染色であるニッスル染色に用いた。

免疫染色は、c-fos も BDNF も、以下に述べる同じ方法で行った。切片を 30% 過酸化水素を含む 0.1M リン酸緩衝液で 2 時間浸し、内因性の非特異的的ペルオキシダーゼ反応を除去し、0.1M リン酸緩衝液で十分すすいだ後、c-fos 抗体 (1:000, anti-c-Fos antibody, rabbit polyclonal, SC-52, Santa Cruz Biotechnology, USA) あるいは BDNF 抗体 (1:000, anti-BDNF antibody, rabbit polyclonal, GTX132621, GeneTex, USA) を含む 0.1M リン酸緩衝液に 2 時間浸透させた。その後、0.1M リン酸緩衝液ですすぎ、ビオチン標識された抗ウサギ IgG 抗体 (anti-rabbit IgG, rabbit-poly, BA-1000, Vector Laboratories, USA) に 1 時間浸した。さらに、ABC 溶液 (avidin-biotin horseradish-peroxidase complex, PK-6100, Vector Laboratories, USA) に 30 分浸透させた後、最後に、ジアミノベンジジンを含む 0.1M トリス緩衝溶液にて発色させた。すべての染色切片はスライドガラス上に封入し、検鏡および画像取り込みに用いた。すべての行程は、実験室の通常の温度下 (22-24°C) で行った。

解析方法

大脳の 3 つの領域 n.bas, arcopallium, hyperpallium を解析の対象とした。N.bas はクチバシの体性感覚野である。Arcopallium は顎の開閉運動を制御する運動出力を脳幹に送っている。Hyperpallium は哺乳類の一次体性感覚野、運動野の相同領域と考えられている領域である (Medina, & Reiner, 2000)。領域の同定は、ニッスル染色切片を用いて行った。同定

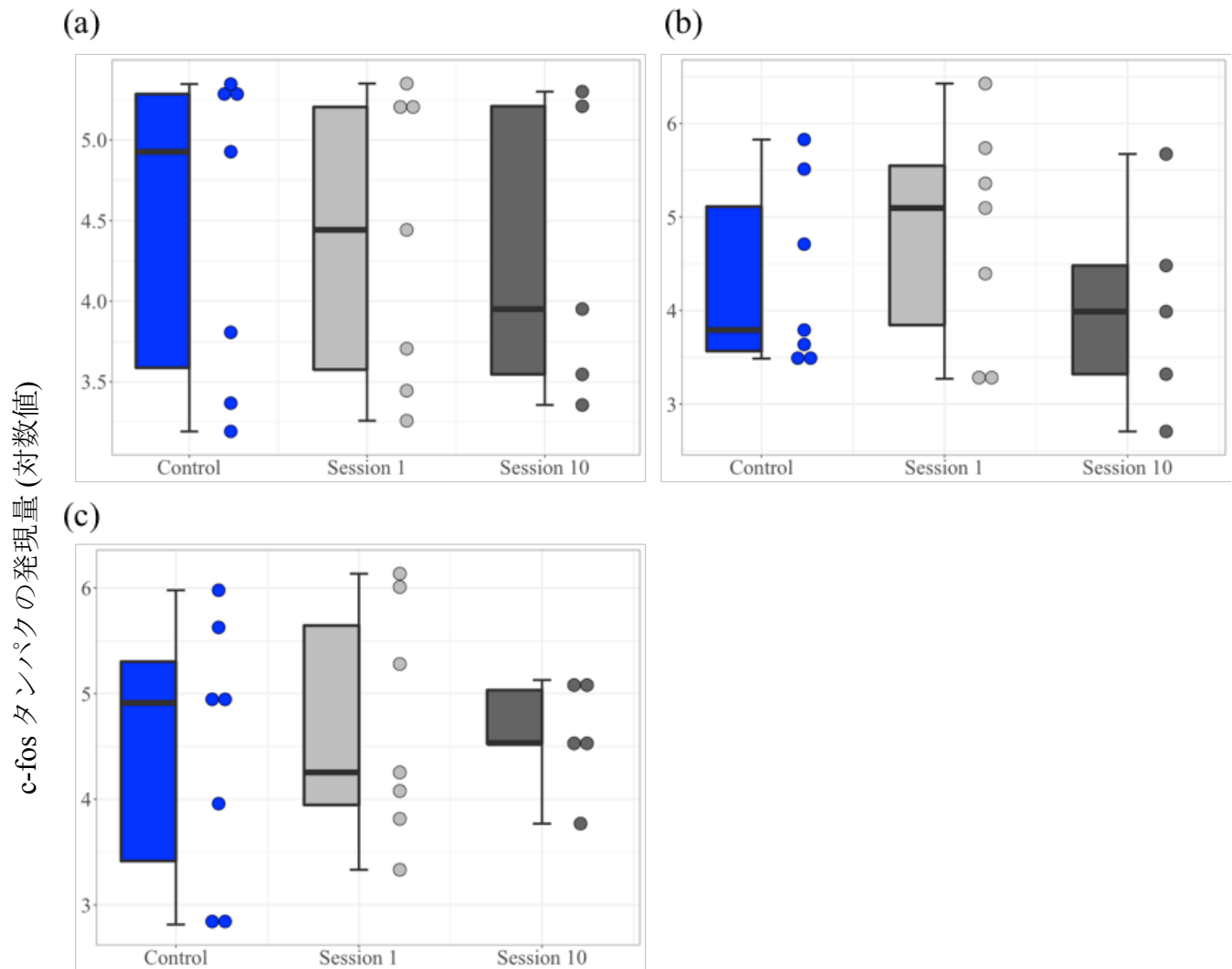


図 5.1. 各大脳領域の c-fos タンパクの発現量 (a) arcopallium (b) hyper pallium (c) n.bas

した領域の組織切片から, c-fos ならびに BDNF の陽性細胞数を計測した。計測の安定性を向上させるため, c-fos, BDNF いずれも連続 3 セットの切片 3 枚の陽性細胞数を計測し, その平均値を対象領域の発現量とした。正規性を担保するため, 各領域の発現量に対し対数変換を行った。各領域における c-fos および BDNF の発現量の対数値に対し, 一元配置分散分析を行った。条件の効果が有意であった場合, Shaffer の方法による多重比較を行った。

5.3 結果

各領域における c-fos 発現量について, 分散分析を行った結果, いずれの領域でも条件の効果は有意ではなかった (arcopallium, $F(2) = 0.06$, n.s.; n.bas, $F(2) = 0.10$, n.s.; hyperpallium; $F(2) = 0.71$, n.s.; 図 5.1)。Fos 発現と異なり, BDNF の発現量については, n.bas にて条件の効果が有意であった (n.bas, $F(2) = 6.46$, $p < .05$; 図 5.2)。N. Bas における BDNF 発現量につい

て、多重比較の結果、control と S1 ($t(14) = 3.06$, adjusted $p < .05$), 及び control と S10 ($t(14) = 3.11$, adjusted $p < .05$) の間に有意な差が見られ、クチバシ延長群では BDNF の発現量が高くなることが判明した。Arcopallium と hyperpallium の発現量については、有意な差は見られなかった (arcopallium, $F(2) = 0.06$, n.s.; hyperpallium, $F(2) = 0.71$, n.s.)。

5.4 考察

研究 4 の目的は、組織学的に神経活動を計測することで、クチバシ延長に対する運動学習の神経基盤を明らかにすることであった。標識タンパクとして c-fos, 及び BDNF を用い、クチバシの体性感覚を担う n.bas, 顎の運動出力を担う arcopallium, 並びに哺乳類の一次感覚・運動野の相同領域である hyperpallium の 3 領域のタンパク発現量を条件間で比較した。C-fos は課題遂行に伴う即座的な神経活動である一方、BDNF はより長期的なシナプス可塑性に関与するタンパクである。

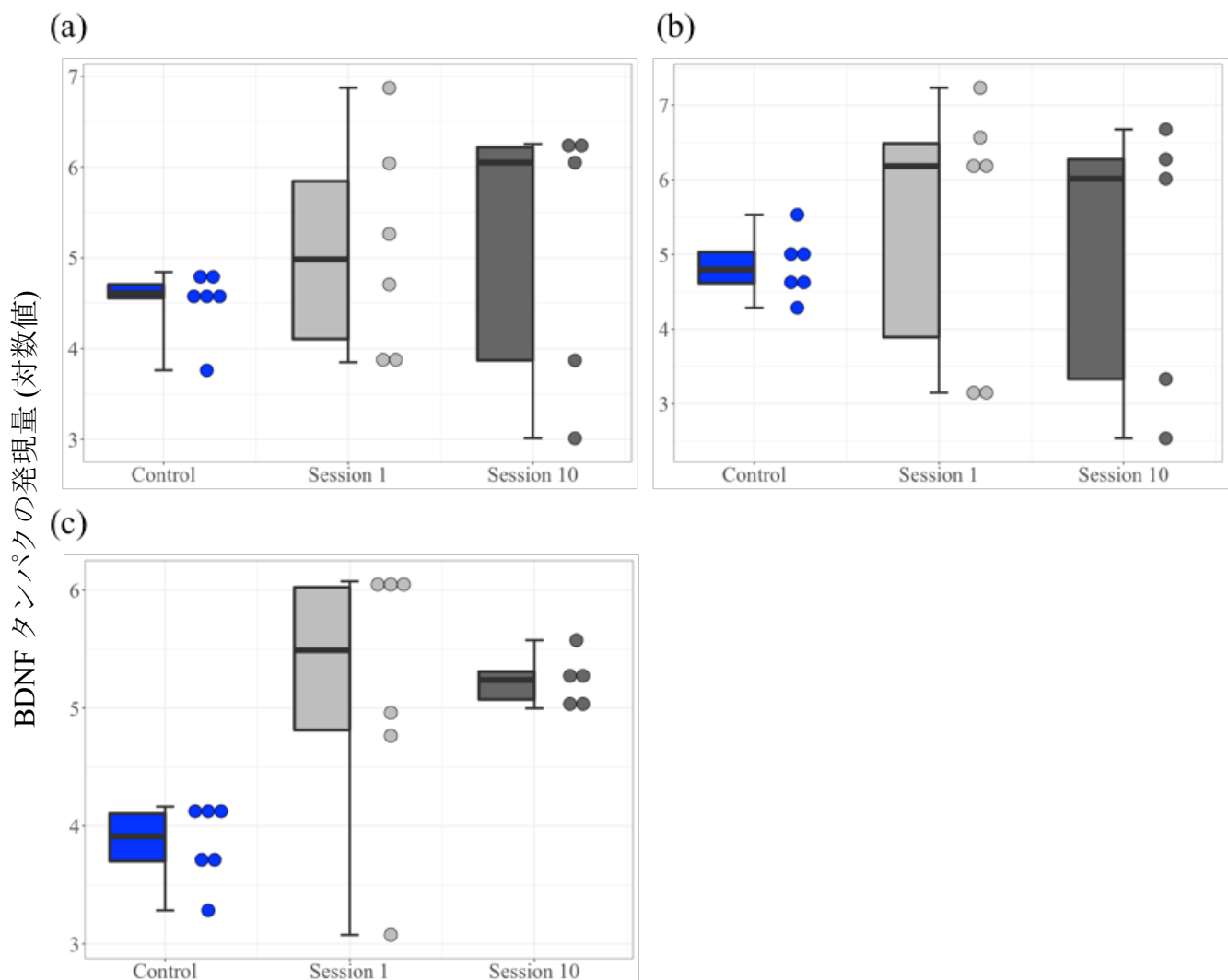


図 5.2. 各大脳領域の BDNF タンパクの発現量(a) arcopallium (b) hyper pallium (c) n.bas

C-fos の発現量は条件間で差が見られなかった。これには2つの可能性が考えられる。第一に、性については、条件間で差が「ない」という結果から判断することはできない。第二に、対象領域に c-fos の発現性が低い可能性が挙げられる。実際に、c-fos は鳥類の視床から入力を受ける一次感覚野では発現しにくいという報告がある (Horita et al., 2010)。すなわち、単に神経活動が条件間で差がなかったというよりは、神経活動のマーカーとして c-fos が適切でなかったのかもしれない。C-fos の他によく用いられる最初期遺伝子の産生タンパクである ZENK も、鳥類の脳一次感覚野では発現しにくいことが、歌鳥で判明している (Mello, & Clayton, 1994; 1995)。

従って、今後、本研究のような実験において、感覚情報処理に対する神経応答を計測するには、c-fos 以外のタンパクないしは遺伝子を用いる必要があるだろう。候補1つに、in situ hybridization により dual specificity phosphatase 1 (dusp1) 遺伝子を可視化する方法が挙げることができる (Wada et al., 2006; Horita et al., 2010)。Dusp1 は感覚刺激に対する脳領域の応答に随伴して産生される酵素である。N.bas は視床を経由せず脳幹 PrV から直接投射を受ける点で、視覚、聴覚とは入力経路が異なる (Wild et al., 1984)。しかし、PrV は dusp1 発現細胞が多く、遺伝子発現の観点では視床-脳一次感覚野と類似した回路を形成していることが指摘されている (Horita et al., 2010; Jarvis, 2009)。従って、dusp1 をはじめ今後より多くの分子マーカーを用いて、鳥類の運動学習中の活動を評価する必要があるだろう。

C-fos 発現とは対照的に、BDNF ではクチバシ延長群 (S1, S10) の n.bas にて、control よりも多くの発現が見られた。BDNF の機能は、trkB 受容体と結びつき、GABA の受容体である GABAA 受容体の機能を抑制することを通じて、LTP を促進する神経栄養因子である (Tanaka et al., 1997)。つまり、BDNF は一過性の神経応答というよりは、シナプスの可塑性に関与するマーカーである。N.bas での BDNF 発現は、クチバシ延長に伴って、当該領域の神経細胞のシナプス結合が可塑的に増強されていたことを示唆する。

N.bas のシナプス可塑性は、身体スキーマの変容を反映している可能性がある。身体スキーマは「行為に利用される身体表象」として、運動時の空間に占める効果器の境界を表現する (Hoffmann et al., 2010)。道具は外的な物体であるが、効果器と連動して動き、効果器の延長として機能する。事実、道具使用の訓練に伴い、頭頂間溝の手腕の視覚-体性感覚の神経細胞の受容野が道具範囲まで拡張する (Iriki et al., 1996; Maravita, & Iriki, 2004)。身体スキーマは道具の「身体化 (embodiment)」のプロセスとして考えることができる。

身体スキーマの可塑性のメカニズムには、BDNF が介在している。道具使用を訓練したマカクザルの頭頂間溝では、BDNF の発現量が上昇する (Ishibashi et al., 2002a, b)。このよう

な BDNF 発現上昇が見られた頭頂間溝は、肩-腕の視覚、体性の多感覚情報処理を担う領域であった (Maravita, & Iriki, 2004)。本実験で BDNF の発現上昇が見られた n. bas は多感覚情報処理ではなく、体性感覚の一次感覚野ではある。しかし、n.bas の電気刺激や薬理的な刺激により、ついでに運動が誘発されることが報告されており、感覚-運動のループ回路の一部としてその機能を捉えるべきかもしれない。(Deliuss, 1971; Lindenblatt, & Delius, 1988)。

本研究のクチバシ延長は、定義上、道具使用には該当しない点には注意が必要である。なぜなら、冒頭 1.1.4 で定義した通り、動物行動学的な意味での道具は「自由に操作可能な外的物体」でなければならないためである (Amant, & Horton, 2008)。本研究で取り付けた擬似クチバシは、接着剤により完全に固定されていた。しかし、外的物体を身体の延長として利用させるという点では、道具使用と機能な特性を共有していると言える。

ただし、BDNF の発現だけでは、身体スキーマが可塑的に変容したことの直接的な証拠にはならない。Iriki et al. (1996) は、電気生理学的方法で、受容野が道具使用訓練により拡張することを報告した。このように、今後の研究では身体スキーマの存在を直接検証するには、身体延長に随伴して空間的な身体の内面表象が拡張すること示す必要があろう。

第6章 研究5: カラスのクチバシの形態種間比較

6.1 目的: 特殊な採餌行動を実現するための形態学的基盤の検討

道具使用は、視覚性運動制御に基づいた採餌行動の特殊例であると捉えられる。カレドニアガラスの道具使用に代表されるように、道具使用を野生下で見せる種は稀であるが、その学習可能性自体はハシブトガラスにも備わっている (Hunt, 1996; Hunt, & Gray, 2013; Kanai et al., 2014)。ミヤマガラスも、厳密には道具使用とはみなされないが、実験課題下では、チューブ内のクチバシでは届かない位置にある餌を、棒を使って手繰り寄せることに成功している (Seed et al., 2006)。これらの事実は、道具使用に必要な視覚性運動制御自体はカラス属の種間で、ある程度共有されている可能性を示唆する。実際に、研究1, 2, 3では、カラスが柔軟な感覚運動制御機構を有していることが示された。しかし、安定して道具を把握し、精緻にそれを操作する道具使用を、野生下で行うことが報告されているのはカレドニアガラスのみである。

カレドニアガラスの道具使用を支える形質として、クチバシ、及び頭部の形態学的特徴を挙げることができる (Rutz, & Clair, 2012; Troscianko et al., 2012)。Troscianko et al. (2012) は、カレドニアガラスの両眼視野範囲の広さから、前方の視界確保による道具の視覚性制御の向上を主張した。Rutz and Clair (2012) は、カレドニアガラスのクチバシ形態は、比較的直線的で、道具把握時の安定性を担保していると主張している。彼らは、カレドニアガラスの直線的なクチバシ形状は、朽木に潜む昆虫をキツツキのように採餌するのに使っていた結果の前適応であるとする、クチバシ形状のキツツキ・ニッチ仮説を提唱している。

しかし、これまで、カレドニアガラスのクチバシ形状を定量評価し、他種カラスと比較した研究は存在しなかった。そこで本研究では、3次元形態幾何学的解析をカレドニアガラスを含む11種について適用し、カラスのクチバシ形態の種間変異を検討する。加えて、キツツキのクチバシも解析対象に入れ、クチバシ形態の点から、Rutz and Clair (2012) キツツキ・ニッチ仮説の妥当性を検証する。

6.2 方法

比較対象種

10種のカラス属 (*Corvus*)、及び1種のキツツキ科 (*Dryocopus*) から、合計36個体解析対象とした。カラス属は8つの系統的クレードに分類できることが提案されているが、その第3クレード以外すべてのクレードから標本を得た (Jönsson et al., 2012; 図6.1)。用いた種の内訳は、カレドニアガラス (*Corvus moneduloides*, 第7クレード) 5羽、コクマルガラス

(*Corvus dauuricus*, 第1クレード) 5羽, ミヤマガラス (*Corvus frugilegus*, 第4クレード) 5羽, ハシボソガラス (*Corvus. corone*, 第6クレード) 5羽, ハシブトガラス (*Corvus macrorhynchos*, 第8クレード) 7羽, ハゲガオガラス (*Corvus tristis*, 第7クレード), モルッカガラス (*Corvus validus*, 第7クレード), ミナミワタリガラス (*Corvus coronoides*, 第7クレード), チビオガラス (*Corvus rhipidurus*, 第5クレード), チビオガラス (*Corvus rhipidurus*, 第5クレード), ヒスパニオラガラス (*Corvus leucognaphalus*, 第2クレード) 各1羽, クマゲラ (*Dryocopus martius*) 4羽であった。クマゲラはカレドニアガラスと体サイズが比較的近い種であったため, 選定した。カレドニアガラスと同クレードに属する種はハゲガオガラス, モルッカガラス, ミナミワタリガラスであり, 最近縁種はモルッカガラスであった。カレド

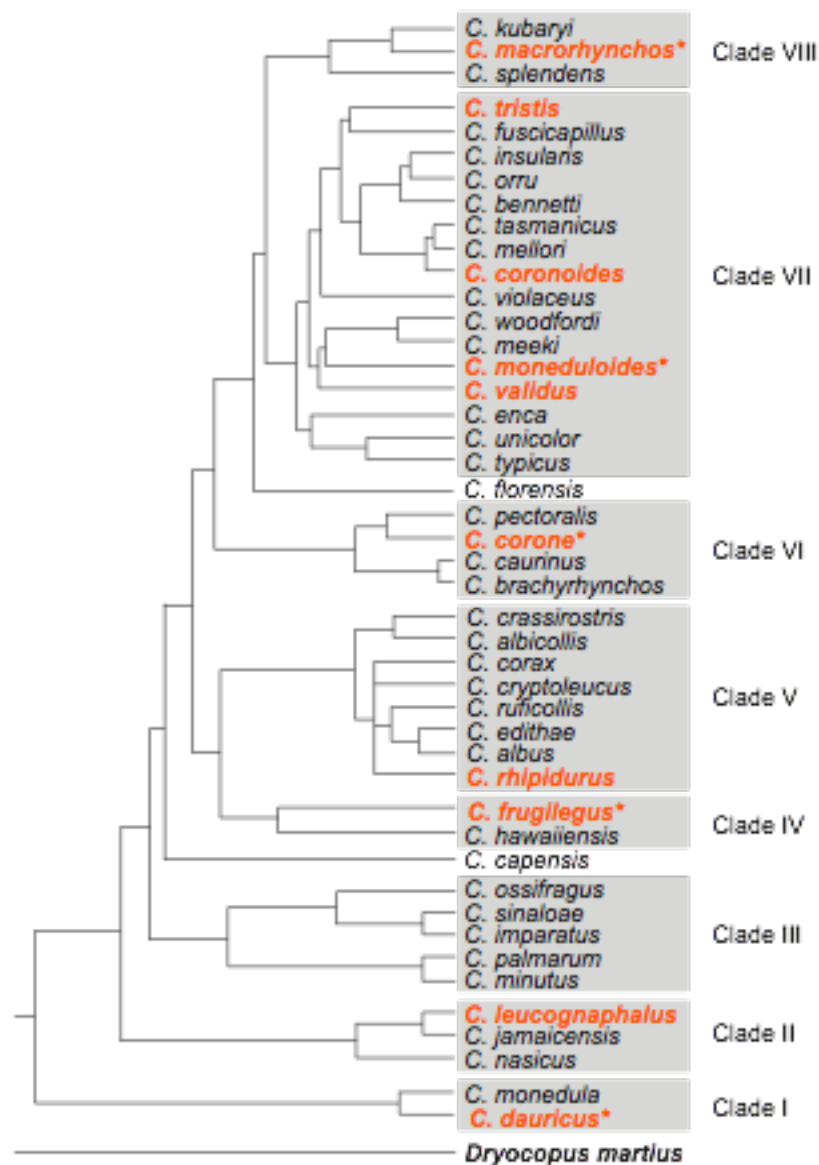


図 6.1 カラスの系統樹とクレード。Jönsson et al. (2012) を元に作成した。赤文字が, 今回の研究で使用した種である。

ニアガラスの標本は 4% パラホルムアルデヒド水溶液で灌流固定した標本であった。その他の標本については、山階鳥類研究所に所蔵されている剥製標本を用いた。

測定方法

各標本に関して、マイクロ CT スキャナー (LaTheta LCT-100, Hitachi Aloka Medical, Japan) により 0.2 mm 間隔の断層画像を得た。得られた画像を用いて、医用画像処理ソフトウェア (Analyze 9.0, AnalyzeDirect, USA) により頭部形態の 3 次元立体モデルを構築した (図 6.2)。3 次元モデル構築には、2 値処理化処理により骨領域の抽出を行い、クチバシから、頭蓋部分の表面形状を微小三角形メッシュモデルに変換した。返還には、断層画像データからポリゴンを復元するためのアルゴリズムの 1 つであるマーチングキューブ法を用いた。構築した 3 次元モデルから、11 点の解剖学的対応点の x - y - z の 3 次元座標をランドマークとして抽出した (図 6.2)。ランドマークの同定は 3 次元モデル処理ソフトウェアを通じて行った (Geomagic XOS, 3D Systems, USA)。次に、ランドマーク間に 9 点の補間点を打つことで、合計 81 点のセミランドマークを抽出した。セミランドマークは、ランドマーク間の骨表面に 5 次のベジエ曲線を引き、曲線の等分点として計算した。ベジエ曲線は平滑化の 1 手法で

$$\begin{aligned} \mathbf{p}(u) = & (1-u)^5 \mathbf{p}_1 + 5u(1-u)^4 \mathbf{p}_2 + 10u^2(1-u)^3 \mathbf{p}_3 \\ & + 10u^3(1-u)^2 \mathbf{p}_4 + 5u^4(1-u) \mathbf{p}_5 + u^5 \mathbf{p}_6 \\ & u \in [0,1] \end{aligned}$$

あり、次の多項式で表される。

ここで $\mathbf{p}_i, i = 1, \dots, 6$, は制御ポイントの位置ベクトルで、曲線の形を決めるパラメータである。 $\mathbf{x}_k, k = 1, \dots, N$, を 2 つのランドマーク間にデジタル化した点群であるとする、ベジエ曲線のパラメータ \mathbf{p} の推定は以下の目的関数 E の最小化問題に帰着する。

$$E = \sum_k (\mathbf{p}(u_k) - \mathbf{x}_k)^2 + \lambda \int \left(\frac{d^2 \mathbf{p}}{du^2} \right)^2 du \rightarrow \min$$

$\mathbf{p}(u_k)$ は k 番目の点 \mathbf{x}_k における曲線の座標で、 λ は重み付け係数である。初項はデジタル化した点群と曲線の最小自乗誤差を示している。第二項は平滑化のペナルティ項として機能し、曲線が過度な勾配を描くのを防ぐ役割を担っている。

セミランドマーク座標は以下のランドマーク 2 点間から計算した (図 6.2)。(i) 上クチバシ先端と鼻前蝶番部, (ii) 上クチバシ先端と頬骨の吻側部終端, (iii) 上クチバシ終端と頬骨の尾部終端, (iv) 下クチバシ先端と下顎の尾部終端, (v) 下クチバシ先端と下顎関節窩。(ii)-(v) の 2 点間のセミランドマークは、左右両側について計算した。各標本に関してランドマ

ーク, 及びセミランドマーク合計で 92 点の x-y-z 座標を標識点として抽出し, 解析対象とした。以下で述べる 3 次元形態幾何学的解析は, これらの解剖学的対応点すべての座標セットが, 各個体について揃っている必要がある。しかし, 一部の標本は顎部の損傷が激しかったため, ランドマークの定義が困難であった。そこで, 頭部ークチバシの正中面に対する左右対称性を利用して, 損傷のない反対側のランドマークを左右に反転させ, 標識点の座標値の復元を行った (Ogihara et al., 2009)。

解析 (1) 主成分分析によるクチバシ形態の特徴抽出

クチバシの形状を種間で比較するには, クチバシのサイズ成分を除去する必要がある。そこで, 各標本のサイズ, 及び方向を標準化するために, 重心サイズに基づいた一般化プロクラステス解析 (generalized Procrustes analysis) を適用した。一般化プロクラステス解析は, 各座標間の距離を重心サイズに基づいて標準化した上で, 各標本の対応座標間の距離を最小自乗法により最小化することにより, 標本のサイズ, 及び方向を揃える手法である。この処理によって, クチバシのサイズに依存しない形状分析が可能になる。標準化した結果失われるサイズ情報は, 重心サイズとして取得した。重心サイズは, 全ランドマークの重心 (平均値) と, 各ランドマークの距離の総和として計算された。

標準化されたクチバシの標識点に対し, 主成分分析 (principle component analysis) により各標本形状の特徴抽出を行った。主成分分析は, 高次元のデータセットを, 低次元空間に縮約するためにしばしば使われる多変量解析の 1 つである。今回の場合, 入力データは 93 点の標識点の 3 次元座標であり, 各標本の標識点座標の分散は, 各種の特徴を反映していると

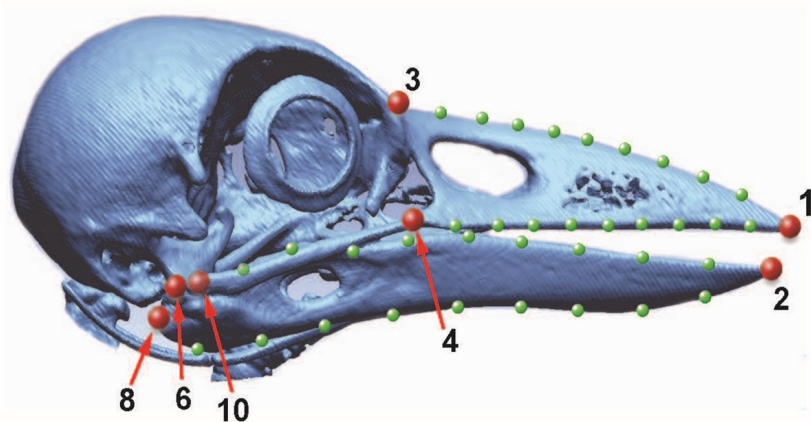


図 6.2 カレドニアガラスの三次元モデル例と標識したランドマークの位置。赤点は解剖学的なランドマーク, 緑点はランドマークを補間したセミランドマークを示す。

考えられる。従って、標識点に対する主成分分析により構成された主成分は、各鳥類種のクチバシの形状を反映していることが期待される。得られた主成分得点がいかなる形状特徴を反映しているのかを推論するため、各主成分得点の高値、及び低値を定め、ワイヤーフレームモデルを作成した (Morita et al., 2013)。ワイヤーフレームの作成の際は特定の主成分のみを変化させ、その他の主成分得点は 0、すなわち平均値に固定した。複数の標本が得られた種に関しては、主成分分析に対して分散分析をかけ、形状特徴の種間分散の有意性を評価した。最後に、形状変異と、頭部サイズの関連を検討するため、各主成分得点と重心サイズとの間の相関解析を行った。この相関解析により、頭部サイズと形状の関係を記述する。一般化プロクラステス解析、及び主成分分析には、形態幾何学解析ソフトである Morphologika 2.5 (O'Higgins, & Jones, 1998) を、分散分析には R 3.4 (R Core Team, 2016) を用いた。

解析 (2): 曲率計算による下クチバシの上部表面の定量化

下クチバシの上部表面は、道具と直接接触し、道具を支える。従って、カレドニアガラスの下クチバシの形態は、道具の把握に重要な役割を果たしていることが予想される。そこで、下クチバシの上部表面に対し、曲率計算による形状解析を行った。曲率解析にはカレドニアガラスの他に、コクマルガラス、ハシボソガラス、ハシブトガラス、ミヤマガラス、及びクマゲラを用いた。これらの種は複数の標本が入手できたため、曲率の平均値を算出することができたためである。下顎の終端と下クチバシの先端部は、解剖学的ランドマークとして標識点を定義していた。その両点の間の下クチバシ表面構造をベジエ曲線により近似した。得られたベジエ曲線の長さは、0-100% の 100 等分することで、標準化した。曲率は局所的な近似円の逆数半径として、以下の式で算出した。

ここで L は曲線の長さであり、 p'_x, p''_x, p'_y , 及び p''_y はそれぞれ $dp_x/du, d^2p_x/du^2, dp_y/du,$

$$c(u) = \frac{(p'_x p''_y - p'_y p''_x)L}{(p'^2_x + p'^2_y)^{1.5}}$$

及び d^2p_y/du^2 である (Hosaka, 1992)。曲線の長さ L は次のように算出した。

$$L = \int_0^1 \sqrt{(p'_x)^2 + (p'_y)^2 + (p'_z)^2} du$$

以上の方法で、曲率は個体ごとに算出したが、同種個体の結果は等分点ごとに平均化し、図示した。

6.3 結果

6.3.1 主成分分析: クチバシ形態の種間変異

各標本の 92 の標識点を主成分分析にかけた結果, クチバシ形態に種間で明白な分散が見られた (図 6.3a, b)。主成分 (PC) は第 3 主成分 (PC3) までで 75% 以上の分散説明率を示したため, PC3 までを用いることにした。主成分の分散説明率は PC1-3 でそれぞれ 59.18%, 10.78%, 7.87% であった。PC1 はコクマルガラスとクマゲラが特異な値を示しており, これらの 2 種を分ける軸となっていた (図 6.3a)。PC1 の反映する特徴を逆推定したワイヤフレームを観察すると, PC1 はクチバシの縦横比を反映した軸となっていた (図 6.3c)。カラス属の第 1 クレードに属するコクマルガラスは他のカラスと比較して系統的に遠いことが知られている (Haring et al., 2007; Jönsson et al., 2012)。PC1 の値と復元されたワイヤフレームを鑑みるに, コクマルガラスは他種カラスと比べて相対的に短いクチバシを有している。一方でクマゲラは高い PC1 の得点を示し, 相対的に細長いクチバシを有している。PC2 はコクマルガラス, カレドニアガラス, 及びクマゲラが低い値を示している (図 6.3a, b)。一方, モルッカガラスが特異に高い値を示した。この主成分は上クチバシの長さ, 及びその曲がり具合を反映していた (図 6.3d)。PC3 はカレドニアガラスと他の種で大きな差が見られた (図 6.3b)。この成分はクチバシの縦方向の太さと直線性を反映していた (図 6.3e)。標本サイズが 1 よりも大きい 6 種 (カレドニアガラス, コクマルガラス, ハシブトガラス, ハシボソガラス, ミヤマガラス, クマゲラ) について, これらの主成分を分散分析にかけたところ, いずれの主成分も有意に種間で異なっていた (PC1: $F(5,25) = 80.50, p < 0.001$; PC2: $F(5,25) = 58.94, p < 0.001$; PC3: $F(5,25) = 34.86, p < 0.001$)。カレドニアガラスはクマゲラとは系統的に遠縁であるにも関わらず, クチバシ直線性という点においては, 比較的近い値を示した (図 6.3a, b, d)。一方で, PC3 の成分においてはカレドニアガラスとクマゲラで大きく異なる結果となった。カレドニアガラスは相対的にクチバシの根元が厚いが, クマゲラは細長いクチバシを有していた。

主成分得点と重心サイズの間の相関解析を行ったところ, 有意な相関が見られたのは PC2 のみであった (PC1: $t(34) = 1.81, p = .07, r = .30$; PC2: $t(34) = 7.59, p < .01, r = .79$; PC3: $t(34) = -0.76, p = .44, r = -.13$; 図 6.4)。この結果は, 頭部サイズが小さい種ほど, 直線的なクチバシを有していることを示している (図 6.4b)。

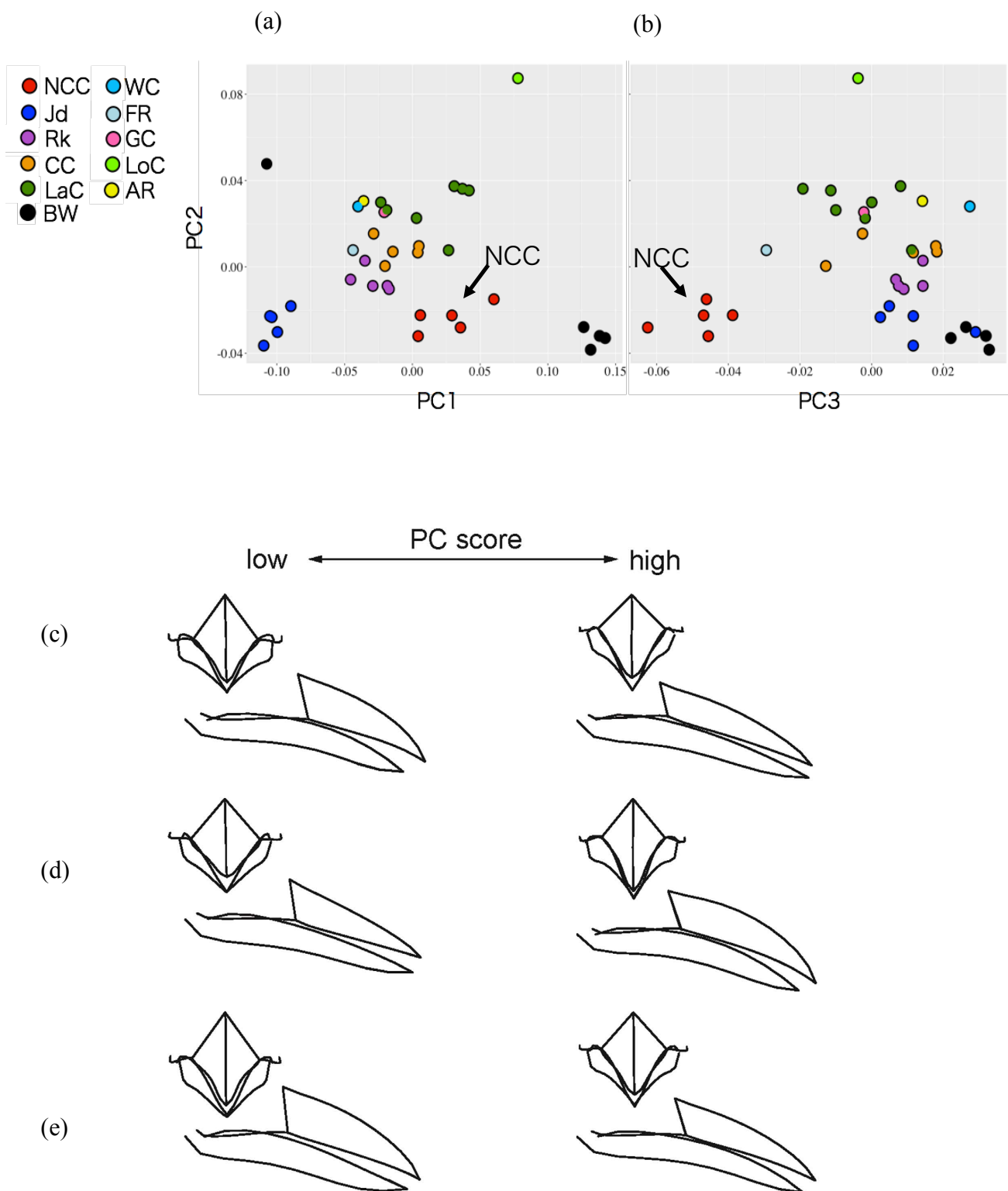


図 6.3 主成分分析の結果。各点は各標本の値を示す。(a) PC1 及び PC2 (b) PC3 及び PC2 (c) PC1 を変化したワイヤースケッチ (d) PC2 を変化したワイヤースケッチ (e) PC3 を変化したワイヤースケッチ。NCC, カレドニアガラス; Jd, コクマルガラス; Rk, ミヤマガラス; CC, ハシボソガラス; LaC, ハシブトガラス; WC, ヒスパニオラガラス; FR, チビオガラス, GC, ハゲガオガラス; LoC, モルッカガラス; AR, ミナミワタリガラス; BW, クマゲラ

6.3.2 曲率計算: 下クチバシ上部表面の形態比較

曲率計算に使用した 6 種 (カレドニアガラス, コクマルガラス, ハシブトガラス, ハシボソガラス, ミヤマガラス, クマゲラ) の結果を図 6.5 に示す。下クチバシの尾部 (顎の付け根, 0-40%) 付近はいずれの種でも下方に湾曲していた。しかし, 中間部 (50% 付近) ではカレドニアガラス以外のカラス種では下方に湾曲している一方, カレドニアガラスとクマゲラはほぼ曲率が 0, すなわち水平な形状であった。クチバシの吻側部 (75-100%) になると, カレドニアガラス以外の種は下に湾曲したクチバシを有しているのに対し, カレドニアガラスのクチバシは上側に湾曲していた。これらの結果は, カレドニアガラスの下クチバシは, 中間部ではほぼ直線形状, 先端では上方に湾曲した形状を有していることを示している。

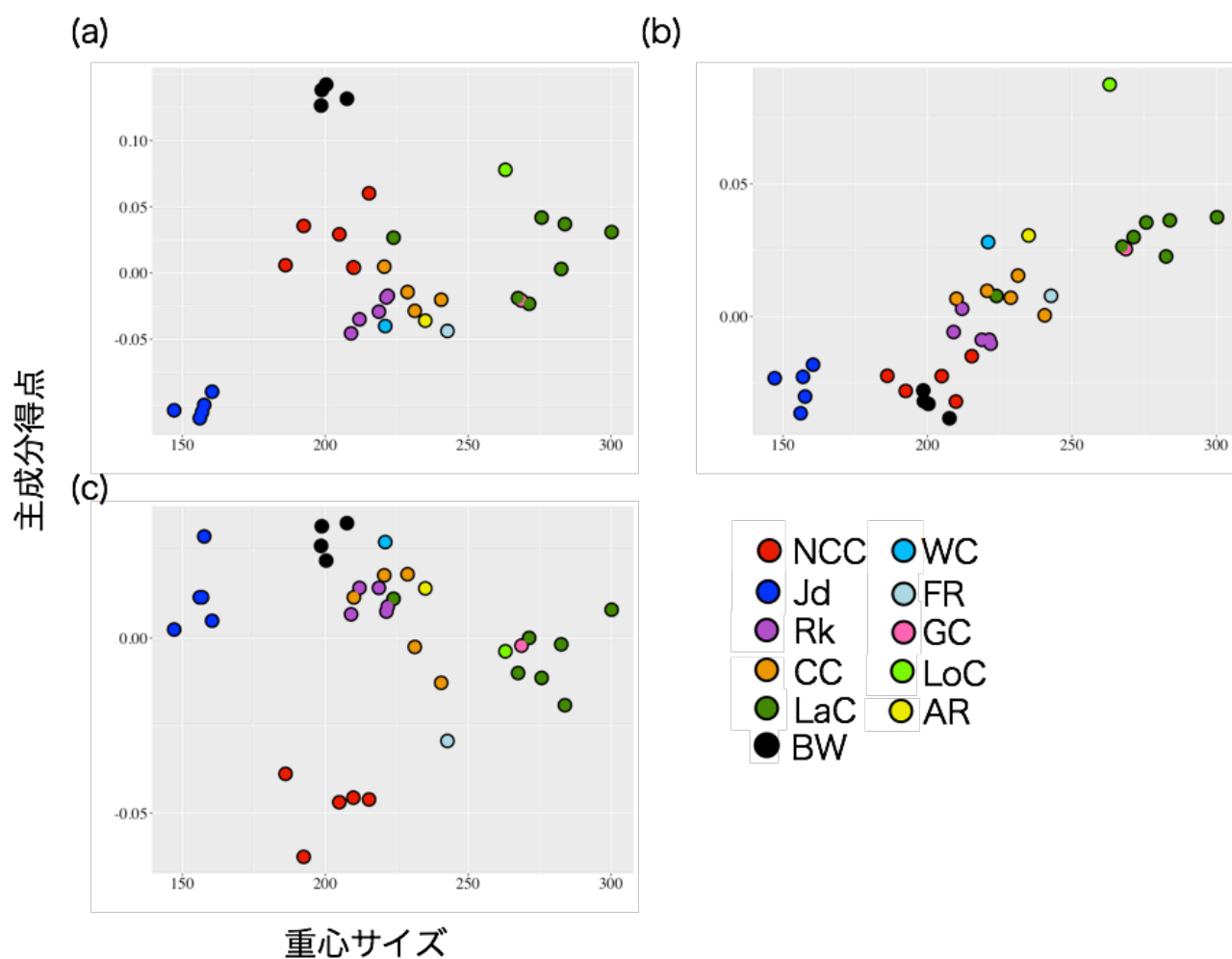


図 6.4 各主成分得点と重心サイズの関係。各点は各標本の値を示す。(a) 第一主成分 (PC1) (b) 第二主成分 (PC2) (c) 第三主成分 (PC3)。NCC, カレドニアガラス; Jd, コクマルガラス; Rk, ミヤマガラス; CC, ハシボソガラス; LaC, ハシブトガラス; WC, ヒスパニオラガラス; FR, チビオガラス; GC, ハゲガオガラス; LoC, モルッカガラス; AR, ミナミワタリガラス; BW, クマゲラ

6.4 考察

本研究の目的は、カレドニアガラスのクチバシ形態の特殊性を、他種カラスとの比較を通じて、明らかにすることにあつた。主成分分析による特徴抽出、及び曲率解析の結果、カレドニアガラスは特有の形態的特徴の組み合わせを有していることが判明した。以下では、その機能的意義、及び進化について議論する。

主成分分析の結果、上クチバシの直線性、及び、クチバシ根元の厚さが、カレドニアガラスのクチバシ形状の特徴として抽出された。上クチバシの直線性は、カレドニアガラス、コクマルガラス、クマゲラにおいて顕著であつた。一方、カレドニアガラスと比較的近縁種であるモルッカガラスは、今回比較した種間で最も上クチバシが湾曲しており、同一クレードに属するハゲガオガラス、ミナミワタリガラスの上クチバシにも直線的な傾向が見られなかった。従って、カレドニアガラスの直線的クチバシという形質は、共通祖先にもともと備わっていたものではなく、種間で独立に進化した形状である可能性が高い。直線的なクチバシがもたらすことの道具使用上の利益は、Rutz and Clair (2012) が指摘したように、把握の安定性である考えられる。

根元の厚いクチバシは、道具使用時にかかる負荷に対する拮抗構造としての利点が指摘できる。カレドニアガラスは、道具で昆虫を釣り上げ、採餌する。昆虫が道具先端に噛み付く際、持ち上げる負荷はてこの原理で増幅するため、カレドニアガラスはそれに抗するように力がかかる必要がある。根元の厚いクチバシは、その負荷に耐え、安定して道具を引く際の負荷がどの程度のものかは、現段階では調べられていない。生物の身体構造にかか

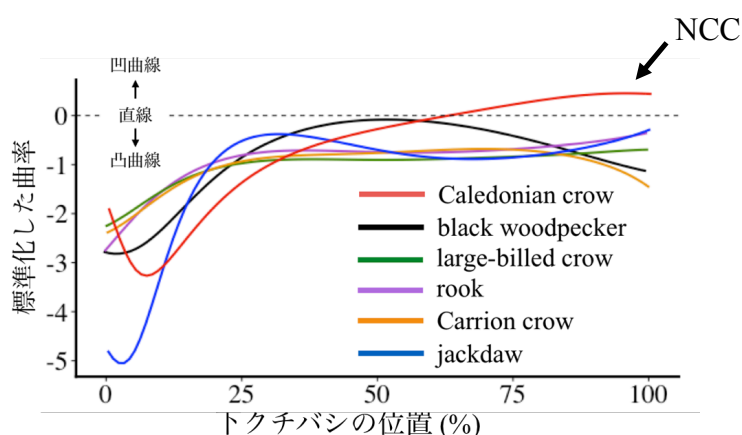


図 6.5 下クチバシの曲率。x 軸 0 は顎の根元、100 は下クチバシ先端を示す。NCC, カレドニアガラス; Jd, コクマルガラス; Rk, ミヤマガラス; CC, ハシボソガラス; LaC, ハシブトガラス; BW, クマゲラ

る負荷は、生物力学的な方法で定量化することができる。その例として、キツツキが木に向かって衝突した際の衝撃解析が挙げられる (Oda et al., 2006; Wang et al., 2011)。今後、カレドニアガラスのクチバシ形態の力学的意義を、負荷への拮抗構造として捉え、より詳細に検討される必要があるだろう。

曲率解析では、下クチバシの上部形状を種間で比較検討した。その結果、カレドニアガラスは、下クチバシの中間部ではキツツキと同程度に直線的で、ほぼ水平な形状を有していた。一方、下クチバシ先端部では、他のガラスとも、キツツキとも異なる形状が見出された。カレドニアガラスの下クチバシの先端部は上に向かって湾曲している傾向にあった。カレドニアガラスは道具を把握する際、典型的には斜めに角度をつけ、クチバシで咥える (Martinho et al., 2014)。鳥類は眼が頭部の外側に位置する動物であるため、角度をつけて道具を把握することで、片眼の視野の中心に道具先端部を据えているのであると考えられている (Martinho et al., 2014)。先端部が上方に曲がった下クチバシ形態は、そのような把握の仕方をする上で利点がある。加えて、カレドニアガラス以外のガラスは下クチバシの先端部が下に湾曲していたが、このようなクチバシで道具を把握すると、道具先端は下方に向いてしまい、視野の中心に据えることが困難である。一方、カレドニアガラスのような上に湾曲したクチバシ形状であれば、道具先端は眼－クチバシの水平面上に据えることができ、視覚性運動制御が容易になる (図 6.6)。

主成分得点と重心サイズとの相関解析からは、クチバシの直線性と重心サイズとの間で相関性が見出された。重心サイズは、頭部サイズを反映する指標として捉えることができる。クチバシの直線性は Kulemeyer et al. (2009) の解析でも抽出された特徴であり、採餌方法と関連が深い。彼らの研究では、昆虫食のカケスのクチバシが比較的直線的であることが報告された。カレドニアガラス、クマゲラも、採餌対象は昆虫であり、頭部サイズも近い。従って、1つの可能性として、カレドニアガラスの直線的クチバシは昆虫採餌性への適応進化なのかもしれない。もう一つの可能性としては、発生学制約が挙げられる。クチバシの輪郭形状を決めるのは、発生段階のタンパクの分子的移動であり、タンパクの移動軌道は、一定の法則に従うことが知られている (Fritz et al., 2014)。頭部の大きい種は、クチバシの形状決定の分子移動の制約上、ある程度決定論的に湾曲した輪郭を形成している可能性が考えられる。もちろん、これらの可能性は互いに排他的ではないため、発生学的制約が機能した結果、採餌対象に合わせたクチバシ形態に淘汰が働いたこともありうる。将来的に

は、カレドニアガラスのクチバシ形成に対し、進化発生生物学的な検討を加えることで、カレドニアガラスのクチバシの形成メカニズムとその進化に迫れるかもしれない。

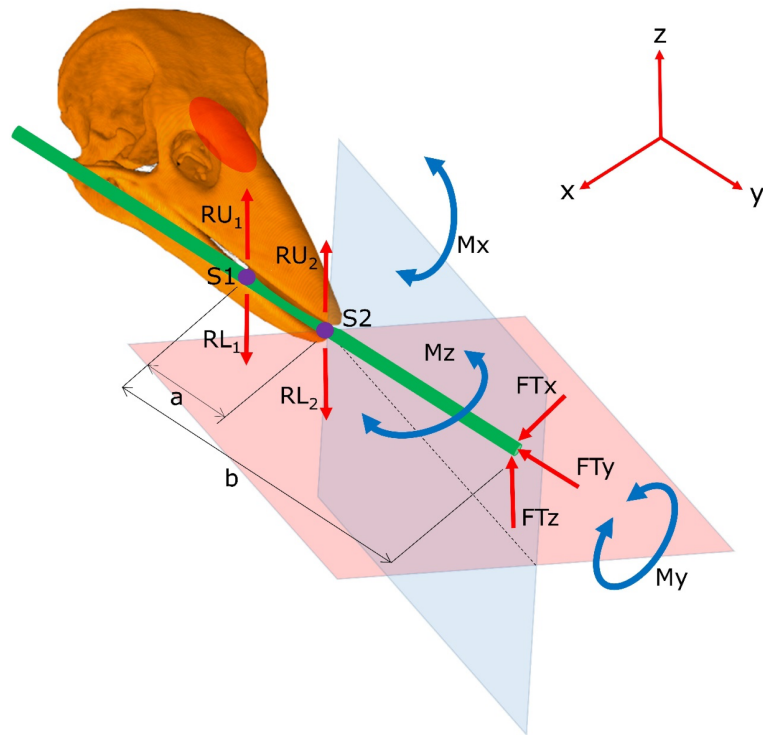


図 6.6 本研究から想定される、道具把握時のクチバシにかかる負荷と視覚環境。カレドニアガラスは図のように斜め向きに道具を加える (Martinho et al., 2014)。結果、餌が道具先端 (FT) についたとき、 M_x 方向のみならず、 M_y 方向にも負荷がかかる。根元の太いクチバシは、その負荷に耐える拮抗構造として機能していると考えられる。直線の上クチバシと、先端が上に湾曲した下クチバシは、道具先端を x-y 平面 (図中赤色の面) に据えるのに適した形状になっている。

第7章 総合考察

7.1 本論文の目的: リサーチクエションへの回答

本論文の目的は、鳥類の感覚運動制御における、身体構造による採餌運動に対する制約と、その克服の進化の解明にあった。そのために「視覚性制御の及ぶ範囲はどこまでか? (研究 1, 2)」, 「鳥類は身体可塑性を有するか? (研究 3, 4)」, 「道具使用のような特殊な採餌行動は、いかなる形態学的な進化によって実現されているのか? (研究 5)」という3つの問いを検証した。

第一の問いは、ハト、カラスの2種を用いて検討した。研究1では、プリズム順応課題を用いて、ハト、及びカラスの運動制御様式の比較検討を行った。ハトでは、ついでみ運動のフィードフォワード運動制御という、従来のついでみ運動の理解から予測される結果が得られた。プリズム着用後の軌道誤差は、ヒヨコを対象にした研究結果と一致するものであった (Rossi, 1968; 1969; 1971)。ヒヨコを用いた先行研究と、ハトを用いた本研究の結果の一致を、系統発生学的な近縁性で説明するのは困難である。キジ目 (*Galliformes*) であるヒヨコと、ハト目 (*Columbiformes*) であるハトは、系統的に大きく離れているからである。両種のプリズムによるついでみ行動への影響の類似性は、地上採餌という採餌生態の共通性から説明できるのかもしれない。一方で、カラスは運動を逐次修正しながらついでみ運動を遂行しており、カラスのついでみ運動におけるオンライン運動制御が示された。

ヒトの到達運動課題でも、ヒトが逐次的に運動の誤差を視覚により取得し、修正を行うことが報告されている (Matsui et al., 2017; Sarlegna and Mutha, 2015; Sarlegna et al., 2003; 2004; 2006)。Matsui et al. (2017) の研究では、ヒトを対象に二つの視覚刺激の間を等間隔に10等分するよう、連続的に到達運動を行わせた。結果、視覚刺激の近辺では誤差が少なく、一回の運動ごとに軌道を評価し、逐次的に運動の誤差修正を行っていることが判明した。カラスでも、プリズムにより増大した誤差を、運動の途中に逐次的に低減するような運動軌道が見られた。以上の結果を総合すると、ヒト、カラスは自身の効果器と対象物の位置関係を常にマッピングしながら到達運動を行う制御様式を備えている一方、ハトが視覚的に対象を定位するのは運動開始前に限られるという、運動制御の収斂と種差が描出された。

カラスに見出されたオンライン運動制御は、カラスの採餌生態と密接に関わっていると仮説を立てた。雑食性のカラスは、小型の脊椎動物や昆虫を捕食する (Rutz et al., 2010; 鈴木, 2002)。そこで、研究2では移動する餌の追跡捕食運動の分析を行った。動く標的へのついでみ運動は、ハトではタッチスクリーンを用いた研究がある (Wilkinson, & Kirkpatrick, 2009; 2010)。フィードフォワード運動制御下にあるハトのついでみでは、将来の餌の位置

の予測に基づいて遂行されることが示唆されている (Wilkinson, & Kirkpatrick, 2009)。カラスでは、そのような予測的な運動に加えて、移動する餌の現在の位置に基づいたオンライン運動制御を併用することが予想された。数理モデルを用いた分析の結果、カラスはフィードフォワードとオンラインこれらの2つの運動制御様式を併用し、餌を追跡していることが示唆された。加えて、その重み付けは追跡対象の速度依存的になされることが判明した。

そのような追跡運動制御がいかなる行動メカニズムで実行されているのかについて、単純追跡と一定航路法のモデル比較を行った結果、一定航路法のモデルが支持された。一定航路法は、網膜上で追跡対象の位置を一定に保つように誤差を修正するメカニズムである (Kane et al., 2014)。対象への向きを一定に保つには、網膜上での標的の動きを検知し、それを相殺する方向に旋回すればよい。その神経基盤として、網膜―中脳系には、対象の網膜上でのズレとその方向を検出する機構が備わっていることが知られている (Barlow, & Levick, 1965; Finkelstein, & Grusser, 1965; Grüsser-Cornehls et al., 1963)。ついでみ運動が1秒に満たない高速な運動であることを踏まえれば、網膜や中脳などの低次の神経回路で実行できる一定航路法は、時間的制約の点でも有利である。他の鳥の研究では、タカとハヤブサの追跡運動でも一定航路法が用いられていることが報告されている (Brighton et al., 2017; Kane et al., 2014)。両種は、小型の脊椎動物を飛行により追跡し、捕食する。飛行は、身体全体の動きという点でついでみ運動とは異なる。そのような違いがあるにも関わらず、ついでみという首とクチバシを用いた運動でも類似したメカニズムで捕食運動が遂行されている可能性が示された。

第二の問いである「鳥類は身体可塑性を有するか？」は、クチバシの延長実験により検討した。行動実験 (研究3) から、ハト、カラス両種ともに、クチバシ延長に対する運動学習が成立することが判明した。しかし、それと同時に学習のメカニズムは両種で異なる可能性も示唆された。ハトは、視覚を介さず、餌への衝突に伴う体性感覚のフィードバックを利用し、クチバシを開けるタイミングの学習を行っていた可能性が高い。一方で、カラスはクチバシ先端と餌の位置を、視覚的に捉えながら運動していたことが示唆された。これらの結果は、ハトのフィードフォワード運動制御仮説、及びカラスのオンライン運動制御仮説と整合する。ハトのフィードフォワード運動制御では、クチバシ延長後即座に対応することはできないためである。一方、研究1から見出されたカラスのオンライン運動制御であれば、運動中にクチバシ先端と餌の位置関係を視覚的にマッピングしながら接近することができる。

身体可塑性の神経基盤は、ハトを対象にした免疫組織化学的実験から検討した (研究 4)。Ishibashi et al. (2002a, b) は、マカクザルの道具使用学習に伴って、頭頂間溝に BDNF が発現することを報告している。当該の頭頂間溝領域は、腕一肩の視覚・体性感覚情報処理に関与する領域である。本研究 4 でも BDNF に着目し、研究 3 の行動課題後のタンパク発現量を延長クチバシ条件と通常クチバシ条件 (control 条件) で群間比較した。結果、クチバシ延長群では、脳のクチバシ体性感覚野である n. bas において、BDNF の高い発現量が見出された。BDNF は *trkB* 受容体結びつく、抑制性伝達物質である GABA の受容体である GABAA 受容体の機能を阻害し、結果的に LTP を促進する (Tanaka et al., 1997)。つまり、シナプス可塑性に関与するタンパクである (Poo, 2001)。

このような BDNF の賦活は、身体スキーマの変容を反映している可能性がある (Ishibashi et al., 2002a, b; Maravita, & Iriki, 2004)。身体スキーマの変容は外的物体の「身体化」のプロセスとして、道具使用を支える神経基盤であると考えられている (Maravita, & Iriki, 2004)。研究 4 で用いたのは道具使用の報告がないハトであったが、クチバシ延長に伴う BDNF の高い発現量という、マカクザルの道具使用実験と一致する結果が得られた。この結果は、鳥類にも身体可塑性が存在し、そこで利用されている分子メカニズムは霊長類と類似していることを示唆する。ただし、n. bas は一次感覚野であり、霊長類の頭頂間溝とは機能が異なる点には注意が必要である。鳥類の脳の中で、霊長類の頭頂葉と機能的に対応する領域は、多感覚領域である *nidopallium* や *mesopallium* の可能性があるが、この見解は研究者間で必ずしも一致していないため、今後、さらなる機能解明が必要である (Atoji, & Wild, 2012; Shanahan et al., 2013)。

3 つ目の問いである「道具使用のような特殊な採餌行動は、いかなる形態学的な進化によって実現されているのか？」は、形態幾何学的解析により検討した (研究 5)。結果、カドニアガラスのクチバシは根元が厚く、上クチバシは直線的で、下クチバシは平坦かつ先端部が上方に湾曲しているという特異な形態を持つことが判明した。これらの特徴は、道具の安定把握、及び道具先端部を、視界水平面に据えることに寄与していることが推察される。上クチバシの直線性は、クマゲラ、コクマルガラスにも見られたが、根元の相対的な太さ、並びに上方に湾曲した下クチバシという特徴の組み合わせは、カレドニアガラスにのみ見出された。

これらの形質は、島に生息する鳥類の傾向とは異なる。島に生息する鳥類は、大陸に住む集団よりもクチバシが長くなる傾向がある (Grant, 1968; Luther, & Greenberg, 2011)。また、熱帯に住む鳥類も、熱放散の効率性を上げる適応として、長いクチバシが選択されやすい

(Danner, & Greenland, 2015)。スズメ目では、長いクチバシは、下に湾曲していることが多い (Kulemeyer et al., 2009; Matsui et al., 2016)。長く、下に曲がったクチバシは、クチバシ先端部の開閉速度を上げ、噛む力も増幅される (Corbin et al., 2015; Soons et al., 2010)。しかし、以上のようなクチバシの形態学的特徴は、いずれもカレドニアガラスのクチバシには見られない。この点については次節で論じたい。

7.2 鳥類の感覚運動制御: 鳥類はいかに身体形態的制約を克服しているのか?

鳥類の効果器であるクチバシは、眼と頭部で一体となって配置されている。手と眼が解剖学的に独立している霊長類とは対照的なこの身体形態は、鳥類の到達・把握運動であるついでみ運動を考える上で、見逃せない点である。なぜなら、鳥類のついでみ運動は、頭部の到達運動に伴う視野の変動という身体的制約を孕んでいるためである。

ハトのついでみ運動は、運動中に視覚を介さないフィードフォワード性がこれまでの研究で強調されてきた (Delius, 1985, LaMon, & Zeigler, 1984)。ハトのフィードフォワード運動制御は、本論文でも、プリズム順応課題により確認された (研究 1)。この制御様式は、ハトの採餌生態では合理的である。ハトの主たる採餌対象は、地面に散在する種子などの静止物である。従って、対象物を追尾しながらついでみ運動を逐次修正するよう制御様式を、ハトは採餌において要求されることがない。ついでみ運動の修正は、運動後のフィードバックを用いれば十分である。事実、Shull and Delius (1991) はハトが体性感覚フィードバックをついでみ後に利用することを報告している。本研究 3 のクチバシ延長実験でも、ハトは視覚に基づいた即座的な運動修正を行わず、延長されたクチバシが餌へ衝突したことで生じる体性感覚情報を利用していることが示唆され、上記の説明と整合する結果が得られた。ハトがついでみ運動中に視覚を利用しないことは、通常のついでみ運動に関する過去の研究においても繰り返し指摘されてきた (Delius, 1985; Goodale, 1983; Theunissen et al., 2017)。ハトは、身体運動に伴う視覚外乱という制約を、視覚の利用をついでみ開始前までに限定し、運動中には利用しないことで解決していると考えられる。

カラスのついでみ運動には、オンライン運動制御が介在していることが判明した (研究 1)。追跡運動においては、そのようなオンライン運動制御は一定航路法により実現していることが示唆された (研究 2)。動く標的を追尾するオンライン運動制御は複雑な計算が必要に思えるが、一定航路法に基づく追跡運動において、動物に要求される反応は網膜座標上の標的の位置を一定にすることのみであり、計算的な負荷が小さい。事実、鳥類と比較して少数の神経細胞で運動を遂行する昆虫でも、このメカニズムが用いられていることが報

告されている (Collet, & Land, 1978; Combes et al., 2012; Fabian et al., 2018; Olberg et al., 2012)。脊椎動物の網膜－中脳系においても標的物の移動を検知し、自身の運動への変換に反応する神経細胞が発見されている。従って、ついでみ運動という通常の採餌運動では、網膜座標に到達対象の位置に基づいた、効率的なメカニズムを利用することで、感覚器と効果器の一体性という制約を克服していることが推察される。

カラスのオンライン運動制御は、身体延長に対する即座的な順応からも示唆された (研究 3)。カラスは、クチバシ延長の直後こそ餌の把握に失敗したものの、2 日目以降はクチバシが伸びた長さの分だけ縮んだ餌への到達時間を相殺するよう、開口タイミングを早める調節を行うことで、餌の取得に成功していた。このような柔軟な運動制御には、自身のクチバシの先端と餌の位置をマッピングし、それを視覚により逐次的に更新する視覚情報処理が必要である。このような感覚運動制御が必要な鳥類の行動は、道具使用の他に巣作りが挙げられる (Healy et al., 2008; Walsh et al., 20013)。巣作り行動は、かつては固定的活動パターン (fixed action pattern) という学習を介さない定型的な行動であると見なされていたが、Walsh et al. (2013) は、メンガタハタオリ (*Ploceus velatus*) を対象に、巣作りに伴う一連の行動を分析した結果、固定的活動パターンと見なすには巣作りを構成する行動の要素が不規則であることを見出した。事実、巣作りの際には、運動学習への関与が報告されている anterior nidopallium が活動していることが、キンカチョウで報告されている (Feenders et al., 2008; Hall et al., 2014)。

しかし、研究 3 で見出されたカラスとハトのクチバシ延長に対するついでみ運動の柔軟性の差は、必ずしも巣作りとの関係で説明できるものではない。なぜなら、カラスもハトも、程度の差はあるものの、両種とも小枝を組んだ巣を作るからである。このような巣を作る行動は、素材をクチバシで掴み、移動させ、適切な位置にそれを配置するという、道具使用と重複する運動の要素によって構成されている (Hearly et al., 2008)。つまり、巣作りの枠組みから見ると、これらの運動の要素はハトにもカラスにも備わっているのである。にもかかわらず、ついでみ運動の柔軟性に差が生じるのはなぜなのだろうか。1 つの可能性として、ハトは巣作りに用いるこれらの運動の要素を、採餌におけるついでみ運動に転用することができない、という生態文脈上の制約が生じているかもしれない。それとは対照的に、カラスはついでみ運動という採餌生態と、季節特異的な巣作りという繁殖生態との、生態上の文脈による制約を受けないことで、クチバシ先端と物体の関係を視覚的に捉えながらクチバシを操作することができたと考えられる。このような感覚運動情報処理の異なる文脈間

での転用は、ヒトの進化、文化形成でも重要な役割を果たしてきたと考えられている (Mithen, 1996)。

研究 4 では、シナプス可塑性に関与するタンパクである BDNF がクチバシ延長に伴って発現量が上昇することが判明した。BDNF は、マカクの道具使用訓練でも発現量の上昇が報告されており、身体スキーマの可塑性との関連が指摘されている (Ishibashi et al., 2002)。身体スキーマは、身体近傍空間における身体の姿勢を表現し、柔軟な運動の遂行に寄与する (Maravita, & Iriki, 2004)。研究 4 で用いたのはハトであった。ハトは研究 1, 3 を通じて、ついでみ運動に柔軟性が欠けていたのにも関わらず、クチバシ延長に対しては脳レベルで神経的变化が生じていることが見出された。身体スキーマの可塑性は、即座的かつ精緻な運動制御の支持基盤であると考えられてはいるものの、それだけではなく、発生・発達により時間をかけ緩やかに変容する身体境界を定めるため、発達を通じて更新されている (Assaiante et al., 2014; Pfeifer, & Bongard, 2006)。故に、身体スキーマの可塑性自体は、道具使用以前に進化させた情報処理機構である可能性が高い。

道具使用は、それを構成する運動要素はついでみ運動と基本的には同じである。しかし、道具使用は、自身の身体ではない道具を操作する点において、ついでみ運動よりも精緻な感覚運動制御が必要であるが、本研究は、それを支える 1 つの要因として形態学的基盤があることを示唆した。道具使用という特殊な採餌を除くと、カラス属の採餌とクチバシ形態は密接に関わっていることは、Kulemeyer et al (2009) が既に論じていたが、筆者は、道具使用という特殊な採餌には、Kulemeyer らの発見には収まらない、さらに特殊なクチバシ形態の基盤があることを例示した。カレドニアガラスのクチバシは、平坦かつ根本が太く、下クチバシ先端が上方に湾曲している。カレドニアガラスの、このようなクチバシ形態は、クチバシで把握した道具を上方に持ち上げ、同種の広い前方視野と共に、前方視野内に道具を据えて操作をするという、視覚性の運動制御を促進してと考えられる (Matsui et al., 2016; Rutz, & Clair, 2012; Troscianko et al, 2012)。しかし、7.1 節で述べたように、カレドニアガラスのクチバシは、通常のクチバシ進化とは一見、矛盾する。従って、7.1 節で議論した、気候などとは異なる要因によって、カレドニアガラスは特殊なクチバシ形態をもつに至ったのだと考えられる。

カレドニアガラスが特殊なクチバシ形態をもつに至った可能性には、3 つあると考えられる。第一に「道具使用に有利な形質」として適応進化した可能性である。朽木に潜む幼虫がカレドニアガラスにとって主たるタンパク源であることを考慮すると、道具による採餌がカレドニアガラスにとって適応的であるのは明白である (Rutz et al., 2010)。カレドニ

アガラスの祖先種は、他のカラス属の多くがもつ下に湾曲したクチバシをしており、幼虫の捕食に必要な道具使用のためにその形態が大きく変化したという仮説である。しかし、この仮説には欠点がある。カレドニアガラスの捕食対象であるカミキリムシの幼虫が住むトウダイクサ科 (*Euphorbiaceae*) の樹木は、ニューカレドニア島の在来種ではない。この木は、約 4000 年前に人間の入植とともに導入された外来種であると考えられている (Rutz, & Clair, 2012; Spriggs, 1995)。4000 年という期間は、下に湾曲したクチバシが、平板で上に湾曲したクチバシへと大きな形態変化遂げるには時間的に短すぎるのである。

もう一つの可能性は、カレドニアガラスあるいはその祖先種が、道具使用とは異なる行動生態上の理由で平坦で上に湾曲したクチバシ形態をそもそも持っていたという、前適応仮説である (Rutz, & Clair, 2012)。野外観察では、カレドニアガラスが道具を使わず、クチバシを朽木に打ちつけながら穴を「掘る」行動を行うことも報告されている (Hunt, 2000)。カレドニアガラスが、道具使用を獲得する以前から、木の中の昆虫を採餌していたならば、彼らのクチバシはキツツキと同様に木の中に住む虫を捕食するという採餌上のニッチへの適応であるのかもしれない。ニューカレドニア島において、カレドニアガラスと採餌上のニッチが競合する種が現生種が存在しないことは、この仮説と整合的である (Rutz, & Clair, 2012)。

最後に、クチバシの平坦さについては、部分的には頭部サイズで説明されるかもしれない。Kulenmeyer et al. (2014) の形態計測では、頭部サイズ (あるいは体重) の大きな種ほど湾曲したクチバシを持ち、小型の種ほど平坦なクチバシを備えていることが見出された。研究 5 でも、湾曲したクチバシを持つのは、ハシブトガラスなど比較的大型の種である。この傾向には、クチバシと頭部骨格の形態形成上の制約が関与している (Bright et al., 2016; Fritz et al., 2014)。カレドニアガラスは、コクマルガラスと並んで、研究 5 で用いた種の中では比較的小型な部類にはいる。ただし、以上の 3 つの可能性はいずれも互いに排他的ではない。本研究で示したことはあくまで、形態上の特殊化が見られるという事実に留まる。それがどのような発生学的・進化的起源で形成されてきたのかは、今後の研究が必要である。

本研究は、クチバシによるついでみ運動という、ヒトの到達・把握運動と機能的に等価な行動が、ヒトとはまったく異なる身体構造を持つ鳥類でいかにして実現されているのかという立脚点から出発した。その結果、ハト・カラスという 2 種間でその制御機構が異なることが示された。すなわち、ハトはフィードフォワード制御、カラスはオンライン制御という、それぞれの種の採餌生態に適した運動制御メカニズムによって、感覚受容器である眼と

効果器であるクチバシの一体化という身体的制約を克服していることが示された。道具使用は精緻な視覚性運動制御の最たる例であるが、カレドニアガラスのクチバシ形態の比較解析によって、視覚性運動制御を促進するような形態学的基盤が介在するが明らかになった。しかし、身体の形態がいかに感覚情報処理を促進しているのか、あるいは身体表象の可塑性が身体そのものの形態に制約されるのかといった、感覚情報処理と身体形態の相互作用については定性的な議論に留まった。感覚運動制御において運動と身体形態が互いにどのような促進・制約関係にあるのかは、身体性認知科学としてのさらなる実証的な行動研究が必要である。本研究は、さらに、これまで鳥類では全く解明されていなかった身体延長に対する運動学習の神経基盤を、ハトのみであるが、初めて明らかにした。

これら本論文の研究では、鳥類の採餌行動における感覚運動制御とその神経基盤、並びに形態学的基盤の解明を試みた。鳥類のついでみ運動はヒトを含む霊長類の到達運動と把握運動と機能的に類似する行動であるが、全く異なる身体形態で実行される。その身体形態上の制約の克服は、種間で異なった運動制御様式、並びに形態学的な特徴により実現されていることが明らかになった。本論文の行動実験から、種間で共通したフィードフォワード制御の視覚性運動制御、並びにカラスにおけるオンライン運動制御という、2つの異なる制御様式の種差が見出された。カレドニアガラスのクチバシは、微細なオンライン運動制御を要する道具使用において、視覚性制御を促進する形態となっていることが判明した。以上の研究から、動物の採餌行動の背後にある、種共通の原理と種特異な原理を描き出すことに、部分的にであれ、成功したように思う。

引用文献

- Ambrose, S. H. (2001). Paleolithic technology and human evolution. *Science*, **291**(5509), 1748-1753.
- Andersen, R. A., & Buneo, C. A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, **25**(1), 189-220.
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Li, C. S., & Stricanne, B. (1993). Coordinate transformations in the representation of spatial information. *Current Opinion in Neurobiology*, **3**(2), 171-176.
- Andersson, S. (1989). Tool use by the fan-tailed raven (*Corvus rhipidurus*). *Condor*, **91**(4), 999.
- Assaiante, C., Barlaam, F., Cignetti, F., & Vaugoyeau, M. (2014). Body schema building during childhood and adolescence: A neurosensory approach. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology*, **44**(1), 3-12.
- Atoji, Y., Saito, S., & Wild, J. M. (2006). Fiber connections of the compact division of the posterior pallial amygdala and lateral part of the bed nucleus of the stria terminalis in the pigeon (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, **499**(2), 161-182.
- Atoji, Y., & Wild, J. M. (2012). Afferent and efferent projections of the mesopallium in the pigeon (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, **520**(4), 717-741.
- Auersperg, A. M., Borasinski, S., Laumer, I., & Kacelnik, A. (2016). Goffin's cockatoos make the same tool type from different materials. *Biology Letters*, **12**(11), 20160689.
- Auersperg, A. M., Szabo, B., von Bayern, A. M., & Kacelnik, A. (2012). Spontaneous innovation in tool manufacture and use in a Goffin's cockatoo. *Current Biology*, **22**(21), R903-R904.
- Auersperg, A. M., Von Bayern, A. M., Gajdon, G. K., Huber, L., & Kacelnik, A. (2011). Flexibility in problem solving and tool use of kea and New Caledonian crows in a multi access box paradigm. *PLoS One*, **6**(6), e20231.
- Amant, R., & Horton, T. E. (2008). Revisiting the definition of animal tool use. *Animal Behaviour*, **75**(4), 1199-1208.
- Bard, C., Hay, L., & Fleury, M. (1985). Role of peripheral vision in the directional control of rapid aiming movements. *Canadian Journal of Psychology*, **39**(1), 151-161.
- Barlow, H. B., & Levick, W. R. (1965). The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina. *The Journal of Physiology*, **178**(3), 477-504.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, M., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**(1), 1-48.
- Batista, A. P., Buneo, C. A., Snyder, L. H., & Andersen, R. A. (1999). Reach plans in eye-centered coordinates. *Science*, **285**(5425), 257-260.

- Berkhoudt, H., Dubbeldam, J. L., & Zeilstra, S. (1981). Studies on the somatotopy of the trigeminal system in the mallard, *Anas platyrhynchos* L. IV. Tactile representation in the nucleus basalis. *Journal of Comparative Neurology*, **196**(3), 407-420.
- Bermejo, R., & Zeigler, H. P. (1988). Prehension in the pigeon. II. Kinematic analysis. *Experimental Brain Research*, **75**(3), 577-585.
- Berti, A., & Frassinetti, F. (2000). When far becomes near: Remapping of space by tool use. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **12**(3), 415-420.
- Bird, C. D., & Emery, N. J. (2009). Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm. *Current Biology*, **19**(16), 1410-1414.
- Bloesch, E. K., Davoli, C. C., Roth, N., Brockmole, J. R., & Abrams, R. A. (2012). Watch this! Observed tool use affects perceived distance. *Psychonomic Bulletin & Review*, **19**(2), 177-183.
- Blouin, J., Teasdale, N., Bard, C., & Fleury, M. (1995). Control of rapid arm movements when target position is altered during saccadic suppression. *Journal of Motor Behavior*, **27**(2), 114-122.
- Bourgeois, J., Farnè, A., & Coello, Y. (2014). Costs and benefits of tool-use on the perception of reachable space. *Acta Psychologica*, **148**, 91-95.
- Bout, R. G. (1997). Postures of the avian craniocervical column. *Journal of Morphology*, **231**(3), 287-295.
- Bout, R., & Zeigler, H. P. (1994). Jaw muscle (EMG) activity and amplitude scaling of jaw movements during eating in pigeon (*Columba livia*). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, **174**(4), 433-442.
- Boyko, V. P., & Bures, J. (1975). Eelectrophysiological correlates of pecking. *Physiologia Bohemoslovaca*, **24**(2), 117-125.
- Boiko, V. P., & Bureš, J. (1985). Electrical phenomena in the telencephalon of the pigeon during pecking. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, **15**(3), 265-270.
- Bright, J. A., Marugán-Lobón, J., Cobb, S. N., & Rayfield, E. J. (2016). The shapes of bird beaks are highly controlled by nondietary factors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**(19), 5352-5357.
- Brighton, C. H., Thomas, A. L., & Taylor, G. K. (2017). Terminal attack trajectories of peregrine falcons are described by the proportional navigation guidance law of missiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **114**(51), 13495-13500.
- Brouwer, A. M., Brenner, E., & Smeets, J. B. (2002). Perception of acceleration with short presentation times: Can acceleration be used in interception?. *Attention, Perception, & Psychophysics*, **64**(7), 1160-1168.

- Caminiti, R., Ferraina, S., & Mayer, A. B. (1998). Visuomotor transformations: early cortical mechanisms of reaching. *Current Opinion in Neurobiology*, **8**(6), 753-761.
- Canzoneri, E., Ubaldi, S., Rastelli, V., Finisguerra, A., Bassolino, M., & Serino, A. (2013). Tool-use reshapes the boundaries of body and peripersonal space representations. *Experimental Brain Research*, **228**(1), 25-42.
- Cardinali, L., Brozzoli, C., Urquizar, C., Salemme, R., Roy, A. C., & Farnè, A. (2011). When action is not enough: tool-use reveals tactile-dependent schema. access to body. *Neuropsychologia*, **49**(13), 3750-3757.
- Cardinali, L., Frassinetti, F., Brozzoli, C., Urquizar, C., Roy, A. C., & Farnè, A. (2009). Tool-use induces morphological updating of the body schema. *Current Biology*, **19**(12), R478-R479.
- Cardinali, L., Jacobs, S., Brozzoli, C., Frassinetti, F., Roy, A. C., & Farnè, A. (2012). Grab an object with a tool and change your body: tool-use-dependent changes of body representation for action. *Experimental Brain Research*, **218**(2), 259-271.
- Carlton, L. G. (1981). Visual information: The control of aiming movements. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **33**(1), 87-93.
- Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M. D., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M., Guo, J., Li, P., & Riddell, A. (2017). Stan: A probabilistic programming language. *Journal of Statistical Software*, **76**(1), 1-31.
- Cartmill, M. (1974). Pads and claws in arboreal locomotion. Jenkins, F. A. (Eds) *Primate Locomotion*, Cambridge: Academic Press, 45-83.
- Chappell, J., & Kacelnik, A. (2002). Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal Cognition*, **5**(2), 71-78.
- Christel, M. I., & Billard, A. (2002). Comparison between macaques' and humans' kinematics of prehension: the role of morphological differences and control mechanisms. *Behavioural Brain Research*, **131**(1), 169-184.
- Cisek, P., & Kalaska, J. F. (2005). Neural correlates of reaching decisions in dorsal premotor cortex: specification of multiple direction choices and final selection of action. *Neuron*, **45**(5), 801-814.
- Clayton, N., & Emery, N. (2005). Corvid cognition. *Current biology*, **15**(3), R80-R81.
- Cnotka, J., Güntürkün, O., Rehkämper, G., Gray, R. D., & Hunt, G. R. (2008). Extraordinary large brains in tool-using New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*). *Neuroscience Letters*, **433**(3), 241-245.
- Collett, T. S., & Land, M. F. (1978). How hoverflies compute interception courses. *Journal of Comparative Physiology*, **125**(3), 191-204.

- Combes, S. A., Rundle, D. E., Iwasaki, J. M., & Crall, J. D. (2012). Linking biomechanics and ecology through predator–prey interactions: flight performance of dragonflies and their prey. *Journal of Experimental Biology*, **215**(6), 903-913.
- Cooke, S. F., & Bliss, T. V. P. (2006). Plasticity in the human central nervous system. *Brain*, **129**(7), 1659-1673.
- Corbin, C. E., Lowenberger, L. K., & Gray, B. L. (2015). Linkage and trade - off in trophic morphology and behavioural performance of birds. *Functional Ecology*, **29**(6), 808-815.
- Corruccini, R. S., & Ciochon, R. L. (1976). Morphometric affinities of the human shoulder. *American Journal of Physical Anthropology*, **45**(1), 19-37.
- Cunningham, S., Castro, I., & Alley, M. (2007). A new prey-detection mechanism for kiwi (*Apteryx* spp.) suggests convergent evolution between paleognathous and neognathous birds. *Journal of Anatomy*, **211**(4), 493-502.
- Cunningham, S. J., Corfield, J. R., Iwaniuk, A. N., Castro, I., Alley, M. R., Birkhead, T. R., & Parsons, S. (2013). The anatomy of the bill tip of kiwi and associated somatosensory regions of the brain: comparisons with shorebirds. *PLoS One*, **8**(11), e80036.
- Danner, R. M., & Greenberg, R. (2015). A critical season approach to Allen's rule: bill size declines with winter temperature in a cold temperate environment. *Journal of Biogeography*, **42**(1), 114-120.
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man*. New York: Appleton.
- Davare, M., Kraskov, A., Rothwell, J. C., & Lemon, R. N. (2011). Interactions between areas of the cortical grasping network. *Current Opinion in Neurobiology*, **21**(4), 565-570.
- De Heinzelin, J., Clark, J. D., White, T., Hart, W., Renne, P., WoldeGabriel, G., Beyene, Y., & Vrba, E. (1999). Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids. *Science*, **284**(5414), 625-629.
- Deich, J., Klein, B., & Zeigler, P. (1985). Grasping in the pigeon: mechanisms of motor control. *Brain Research*, **337**(2), 362-367.
- Delius, J. D. (1985). The peck of the pigeon: free for all. In Lowe, C. F., Richelle, M, Bkackman, D. E., & Bradshaw, C. M. (Eds.) *Behaviour Analysis and Contemporary Psychology*, London: Lawrence Erlbaum, 53-81.
- Delius, J. D. (1971). Foraging behaviour patterns of herring gulls elicited by electrical forebrain stimulation. *Cellular and Molecular Life Sciences*, **27**(11), 1287-1289.
- Den, C., & Wang, B. (1992). Overlap of somatic and visual response areas in the Wulst of pigeon. *Brain Research*, **582**(2), 320-322.
- Desmurget, M., & Grafton, S. (2000). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends in Cognitive Sciences*, **4**(11), 423-431.

- Diedrichsen, J. (2007). Optimal task-dependent changes of bimanual feedback control and adaptation. *Current Biology*, **17**(19), 1675-1679.
- Diedrichsen, J., Shadmehr, R., & Ivry, R. B. (2010). The coordination of movement: optimal feedback control and beyond. *Trends in Cognitive Sciences*, **14**(1), 31-39.
- Dimitriou, M., Wolpert, D. M., & Franklin, D. W. (2013). The temporal evolution of feedback gains rapidly update to task demands. *Journal of Neuroscience*, **33**(26), 10898-10909.
- Ditz, H. M., & Nieder, A. (2015). Neurons selective to the number of visual items in the corvid songbird endbrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**(25), 7827-7832.
- Dubbeldam, J. L., & Visser, A. M. (1987). The organization of the nucleus basalis—neostriatum complex of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.) and its connections with the archistriatum and the paleostriatum complex. *Neuroscience*, **21**(2), 487-517.
- Dubbeldam, J. L., Brauch, C. S., & Don, A. (1981). Studies on the somatotopy of the trigeminal system in the mallard, *Anas platyrhynchos* L. III. Afferents and organization of the nucleus basalis. *Journal of Comparative Neurology*, **196**(3), 391-405.
- Dubrowski, A., Lam, J., & Carnahan, H. (2000). Target velocity effects on manual interception kinematics. *Acta Psychologica*, **104**(1), 103-118.
- Durstewitz, D., Kröner, S., & Güntürkün, O. (1999). The dopaminergic innervation of the avian telencephalon. *Progress in Neurobiology*, **59**(2), 161-195.
- Elliott, D. (1988). The influence of visual target and limb information on manual aiming. *Canadian Journal of Psychology*, **42**(1), 57-68.
- Fabian, S. T., Sumner, M. E., Wardill, T. J., Rossoni, S., & Gonzalez-Bellido, P. T. (2018). Interception by two predatory fly species is explained by a proportional navigation feedback controller. *Journal of The Royal Society Interface*, **15**(147), 20180466.
- Fajen, B. R., & Warren, W. H. (2004). Visual guidance of intercepting a moving target on foot. *Perception*, **33**(6), 689-715.
- Faraji, J., Gomez-Palacio-Schjetnan, A., Luczak, A., & Metz, G. A. (2013). Beyond the silence: Bilateral somatosensory stimulation enhances skilled movement quality and neural density in intact behaving rats. *Behavioural Brain Research*, **253**, 78-89.
- Feenders, G., Liedvogel, M., Rivas, M., Zapka, M., Horita, H., Hara, E., Wada, K., Mouritsen, H., & Jarvis, E. D. (2008). Molecular mapping of movement-associated areas in the avian brain: a motor theory for vocal learning origin. *PLoS One*, **3**(3), e1768.
- Finkelstein, D., & Grusser, O. J. (1965). Frog retina: detection of movement. *Science*, **150**(3699), 1050-1051.
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, **47**, 381-391.

- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition*. Thousand Oaks: Sage.
- Franklin, D. W., & Wolpert, D. M. (2008). Specificity of reflex adaptation for task-relevant variability. *Journal of Neuroscience*, **28**(52), 14165-14175.
- Fritsch, B., Reis, J., Martinowich, K., Schambra, H. M., Ji, Y., Cohen, L. G., & Lu, B. (2010). Direct current stimulation promotes BDNF-dependent synaptic plasticity: potential implications for motor learning. *Neuron*, **66**(2), 198-204.
- Fritz, J. A., Brancale, J., Tokita, M., Burns, K. J., Hawkins, M. B., Abzhanov, A., & Brenner, M. P. (2014). Shared developmental programme strongly constrains beak shape diversity in songbirds. *Nature Communications*, **5**, 3700.
- Fujioka, E., Aihara, I., Sumiya, M., Aihara, K., & Hiryu, S. (2016). Echolocating bats use future-target information for optimal foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**(17), 4848-4852.
- Funke, K. (1989). Somatosensory areas in the telencephalon of the pigeon. *Experimental Brain Research*, **76**(3), 603-619.
- Ghose, K., Horiuchi, T. K., Krishnaprasad, P. S., & Moss, C. F. (2006). Echolocating bats use a nearly time-optimal strategy to intercept prey. *PLoS Biology*, **4**(5), e108.
- Ghose, K., Triplehorn, J. D., Bohn, K., Yager, D. D., & Moss, C. F. (2009). Behavioral responses of big brown bats to dives by praying mantises. *Journal of Experimental Biology*, **212**(5), 693-703.
- Goodale, M. A. (1983). Visually guided pecking in the pigeon (*Columba livia*). *Brain, Behavior and Evolution*, **22**(1), 22-41.
- Goodale, M. A., Pelisson, D., & Prablanc, C. (1986). Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature*, **320**(6064), 748-750.
- Goodman, M., Hayward, T., & Hunt, G. R. (2018). Habitual tool use innovated by free-living New Zealand kea. *Scientific Reports*, **8**(1), 13935.
- Gottschaldt, K. M., & Lausmann, S. (1974). The peripheral morphological basis of tactile sensibility in the beak of geese. *Cell and Tissue Research*, **153**(4), 477-496.
- Grant, P. R. (1968). Bill size, body size, and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Biology*, **17**(3), 319-333.
- Graziano, M. S. (1999). Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**(18), 10418-10421.
- Graziano, M. S., & Gross, C. G. (1998). Spatial maps for the control of movement. *Current Opinion in Neurobiology*, **8**(2), 195-201.

- Gries, M., & Koeniger, N. (1996). Straight forward to the queen: pursuing honeybee drones (*Apis mellifera* L.) adjust their body axis to the direction of the queen. *Journal of Comparative Physiology A*, **179**(4), 539-544.
- Grüsser-Cornehls, U., Grüsser, O. J., & Bullock, T. H. (1963). Unit responses in the frog's tectum to moving and nonmoving visual stimuli. *Science*, **141**(3583), 820-822.
- Gu, Z., Kalambogias, J., Yoshioka, S., Han, W., Li, Z., Imamura-Kawasawa, Y., Pochareddy, S., Li, Z., Liu, F., Xu, X., Wijeratne, S., Ueno, M., Blatz, E., Salomone, J., Kumanogoh, A., Rasin, M., Gebelein, B., Weirauch, M. T., Sestan, N., Martin, J. H., & Yoshida, Y. (2017). Control of species-dependent cortico-motoneuronal connections underlying manual dexterity. *Science*, **357**(6349), 400-404.
- Güntürkün, O. (2005). The avian 'prefrontal cortex' and cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, **15**(6), 686-693.
- Güntürkün, O., & Kesch, S. (1987). Visual lateralization during feeding in pigeons. *Behavioral Neuroscience*, **101**(3), 433.
- Gutiérrez-Ibáñez, C., Iwaniuk, A. N., & Wylie, D. R. (2009). The independent evolution of the enlargement of the principal sensory nucleus of the trigeminal nerve in three different groups of birds. *Brain, Behavior and Evolution*, **74**(4), 280-294.
- Hall, Z. J., Bertin, M., Bailey, I. E., Meddle, S. L., & Healy, S. D. (2014). Neural correlates of nesting behavior in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Behavioural Brain Research*, **264**, 26-33.
- Hall, J., Thomas, K. L., & Everitt, B. J. (2000). Rapid and selective induction of BDNF expression in the hippocampus during contextual learning. *Nature neuroscience*, **3**(6), 533.
- Hamrick, M. W. (1998). Functional and adaptive significance of primate pads and claws: evidence from New World anthropoids. *American Journal of Physical Anthropology*, **106**(2), 113-127.
- Haring, E., Gamauf, A., & Kryukov, A. (2007). Phylogeographic patterns in widespread corvid birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**(3), 840-862.
- Hartmann, K., Veit, L., & Nieder, A. (2018). Neurons in the crow nidopallium caudolaterale encode varying durations of visual working memory periods. *Experimental Brain Research*, **236**(1), 215-226.
- Harward, S. C., Hedrick, N. G., Hall, C. E., Parra-Bueno, P., Milner, T. A., Pan, E., Laviv, T., Hempstead, B. L., Yasuda, R., & McNamara, J. O. (2016). Autocrine BDNF–TrkB signalling within a single dendritic spine. *Nature*, **538**(7623), 99-103.
- Hauser, H., Ijspeert, A. J., Fuchslin, R. M., Pfeifer, R., & Maass, W. (2011). Towards a theoretical foundation for morphological computation with compliant bodies. *Biological Cybernetics*, **105**(5), 355-370.

- Hayes, B., & Holden, A. L. (1983). The distribution of displaced ganglion cells in the retina of the pigeon. *Experimental Brain Research*, **49**(2), 181-188.
- Haselsteiner, A. F., Gilbert, C., & Wang, Z. J. (2014). Tiger beetles pursue prey using a proportional control law with a delay of one half-stride. *Journal of the Royal Society Interface*, **11**(95), 20140216.
- Head, H., & Holmes, G. (1911). Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain*, **34**(2-3), 102-254.
- Healy, S., Walsh, P., & Hansell, M. (2008). Nest building by birds. *Current Biology*, **18**(7), R271-R273.
- Heinsohn, R., Zdenek, C. N., Cunningham, R. B., Endler, J. A., & Langmore, N. E. (2017). Tool-assisted rhythmic drumming in palm cockatoos shares key elements of human instrumental music. *Science Advances*, **3**(6), e1602399.
- Helwig, N. E. (2017). bigsplines: Smoothing Splines for Large Samples. R package version 1.1-0. <https://CRAN.R-project.org/package=bigsplines>
- Helwig, N. E., Shorter, K. A., Ma, P., & Hsiao-Wecksler, E. T. (2016). Smoothing spline analysis of variance models: A new tool for the analysis of cyclic biomechanical data. *Journal of Biomechanics*, **49**(14), 3216-3222.
- Hoffmann, M., Marques, H., Arieta, A., Sumioka, H., Lungarella, M., & Pfeifer, R. (2010). Body schema in robotics: a review. *IEEE Transactions on Autonomous Mental Development*, **2**(4), 304-324.
- Hoffman, D. S., & Strick, P. L. (1995). Effects of a primary motor cortex lesion on step-tracking movements of the wrist. *Journal of Neurophysiology*, **73**(2), 891-895.
- Horita, H., Wada, K., Rivas, M. V., Hara, E., & Jarvis, E. D. (2010). The *dusp1* immediate early gene is regulated by natural stimuli predominantly in sensory input neurons. *Journal of Comparative Neurology*, **518**(14), 2873-2901.
- Hörster, W., Krumm, E., Mohr, C., & Delius, J. D. (2002). Conditioning the pecking motions of pigeons. *Behavioural Processes*, **58**(1), 27-43.
- Hörster, W., Shen, J., & Schwartzkopff, J. (1983). Electrophysiological studies on the vibrational sensitivity in the pigeon. *Naturwissenschaften*, **70**(3), 151-152.
- Hosaka M. (1992). *Modeling of Curves and Surfaces in CAD/CAM*. Berlin: Springer.
- Huang, R. S., Chen, C. F., Tran, A. T., Holstein, K. L., & Sereno, M. I. (2012). Mapping multisensory parietal face and body areas in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**(44), 18114-18119.

- Hunt, G. R. (1996). Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature*, **379(6562)**, 249-251.
- Hunt, G. R. (2000). Tool use by the New Caledonian crow *Corvus moneduloides* to obtain Cerambycidae from dead wood. *Emu-Austral Ornithology*, **100(2)**, 109-114.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2002). Species-wide manufacture of stick-type tools by New Caledonian crows. *Emu*, **102(4)**, 349-353.
- Hunt, G. R., Gray, R. D., & Taylor, A. H. (2013). Why is tool use rare in animals. Sanz, C. M., Call, J., & Boesch, C. (Eds.) *Tool use in animals: cognition and ecology*, Cambridge: Cambridge University Press, 89-118.
- Husband, S. A., & Shimizu, T. (1999). Efferent projections of the ectostriatum in the pigeon (*Columba livia*). *The Journal of Comparative Neurology*, **406(3)**, 329-345.
- Iriki, A., Pavlides, C., Keller, A., & Asanuma, H. (1989). Long-term potentiation in the motor cortex. *Science*, **245(4924)**, 1385-1387.
- Iriki, A., Tanaka, M., & Iwamura, Y. (1996). Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *Neuroreport*, **7(14)**, 2325-2330.
- Ishibashi, H., Hihara, S., Takahashi, M., Heike, T., Yokota, T., & Iriki, A. (2002a). Tool-use learning induces BDNF expression in a selective portion of monkey anterior parietal cortex. *Molecular Brain Research*, **102(1)**, 110-112.
- Ishibashi, H., Hihara, S., Takahashi, M., Heike, T., Yokota, T., & Iriki, A. (2002b). Tool-use learning selectively induces expression of brain-derived neurotrophic factor, its receptor trkB, and neurotrophin 3 in the intraparietal multisensory cortex of monkeys. *Cognitive Brain Research*, **14(1)**, 3-9.
- Iwaniuk, A. N., Dean, K. M., & Nelson, J. E. (2005). Interspecific allometry of the brain and brain regions in parrots (Psittaciformes): comparisons with other birds and primates. *Brain, Behavior and Evolution*, **65(1)**, 40-59.
- Iwaniuk, A. N., Hurd, P. L., & Wylie, D. R. (2006). Comparative morphology of the avian cerebellum: I. Degree of foliation. *Brain, Behavior and Evolution*, **68(1)**, 45-62.
- Izawa, E. I., & Watanabe, S. (2007). A stereotaxic atlas of the brain of the jungle crow (*Corvus macrorhynchos*). Watanabe, S., & Hoffman, M. A. (Eds) *Integration of Comparative Neuroanatomy and Cognition*, Tokyo: Keio University Press, 215-273.
- Jäger, R. (1990). Visuomotor feeding perturbations after lateral telencephalic lesions in pigeons. *Behavioural Brain Research*, **40(1)**, 73-80.
- Jäger, R., & Zeigler, H. P. (1991). Visual field organization and peck localization in the pigeon (*Columba livia*). *Behavioural Brain Research*, **45(1)**, 65-69.

- Jarvis E. (2009). Evolution of the pallium in birds and reptiles. In: Binder MD, Hirokawa N, Windhorst U, Butler As-e, editors. *Encyclopedia of neuroscience*. Berlin: Springer-Verlag, 1390–1400.
- Jeffreys, H. (1961). *Theory of probability (3rd ed.)*. Oxford: Oxford University Press.
- Justh, E. W., & Krishnaprasad, P. S. (2006). Steering laws for motion camouflage. *Proceedings of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **462**, 3629–3643.
- Johnson-Frey, S. H. (2003). What's so special about human tool use?. *Neuron*, **39(2)**, 201-204.
- Jönsson, K. A., Fabre, P. H., & Irestedt, M. (2012). Brains, tools, innovation and biogeography in crows and ravens. *BMC Evolutionary Biology*, **12(1)**, 72.
- Johnson, P. B., Ferraina, S., Bianchi, L., & Caminiti, R. (1996). Cortical networks for visual reaching: physiological and anatomical organization of frontal and parietal lobe arm regions. *Cerebral Cortex*, **6(2)**, 102-119.
- Johnston, M., Anderson, C., & Colombo, M. (2017). Pigeon NCL and NFL neuronal activity represents neural correlates of the sample. *Behavioral Neuroscience*, **131(3)**, 213-219.
- Kass, R. E., & Raftery, A. E. (1995). Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association*, **90(430)**, 773-795.
- Kalaska, J. F., Scott, S. H., Cisek, P., & Sergio, L. E. (1997). Cortical control of reaching movements. *Current Opinion in Neurobiology*, **7(6)**, 849-859.
- Kane, S. A., Fulton, A. H., & Rosenthal, L. J. (2015). When hawks attack: animal-borne video studies of goshawk pursuit and prey-evasion strategies. *Journal of Experimental Biology*, **218(2)**, 212-222.
- Kanai, M., Matsui, H., Watanabe, S., & Izawa, E. I. (2014). Involvement of vision in tool use in crow. *NeuroReport*, **25(13)**, 1064-1068.
- Keller, A., Pavlides, C., & Asanuma, H. (1990). Long-term potentiation in the cat somatosensory cortex. *NeuroReport*, **1(1)**, 49-52.
- Klein, B. G., Deich, J. D., & Zeigler, H. P. (1985). Grasping in the pigeon (*Columba livia*): Final common path mechanisms. *Behavioural Brain Research*, **18(3)**, 201-213.
- Klintsova, A. Y., Dickson, E., Yoshida, R., & Greenough, W. T. (2004). Altered expression of BDNF and its high-affinity receptor TrkB in response to complex motor learning and moderate exercise. *Brain Research*, **1028(1)**, 92-104.
- Klump, B. C., Sugawara, S., St Clair, J. J., & Rutz, C. (2015). Hook tool manufacture in New Caledonian crows: behavioural variation and the influence of raw materials. *BMC Biology*, **13(1)**, 97.

- Knudsen, E. I., & Knudsen, P. F. (1989). Visuomotor adaptation to displacing prisms by adult and baby barn owls. *Journal of Neuroscience*, **9**(9), 3297-3305.
- Korte, M., Staiger, V., Griesbeck, O., Thoenen, H., & Bonhoeffer, T. (1996). The involvement of brain-derived neurotrophic factor in hippocampal long-term potentiation revealed by gene targeting experiments. *Journal of Physiology-Paris*, **90**(3-4), 157-164.
- Kröner, S., & Güntürkün, O. (1999). Afferent and efferent connections of the caudolateral neostriatum in the pigeon (*Columba livia*): A retro-and anterograde pathway tracing study. *Journal of Comparative Neurology*, **407**(2), 228-260.
- Kucukelbir, A., Ranganath, R., Gelman, A., & Blei, D. (2015). Automatic variational inference in Stan. In *Advances in neural information processing systems*, 568-576.
- Kuenzel, W. J. (2007). Neurobiological basis of sensory perception: welfare implications of beak trimming. *Poultry Science*, **86**(6), 1273-1282.
- Kulemeyer, C., Asbahr, K., Gunz, P., Frahnert, S., & Bairlein, F. (2009). Functional morphology and integration of corvid skulls—a 3D geometric morphometric approach. *Frontiers in Zoology*, **6**(1), 2.
- LaMon, B. C., & Zeigler, H. P. (1984). Grasping in the pigeon (*Columba livid*): stimulus control during conditioned and consummatory responses. *Animal Learning & Behavior*, **12**(2), 223-231.
- Land, M. F. (1993). Chasing and pursuit in the dolichopodid fly *Poecilobothrus nobilitatus*. *Journal of Comparative Physiology A*, **173**(5), 605-613.
- Land, M. F., & Collett, T. S. (1974). Chasing behaviour of houseflies (*Fannia canicularis*). *Journal of Comparative Physiology*, **89**(4), 331-357.
- La Scaleia, B., Zago, M., & Lacquaniti, F. (2015). Hand interception of occluded motion in humans: a test of model-based vs. on-line control. *Journal of Neurophysiology*, **114**(3), 1577-1592.
- Lee, D., Port, N. L., & Georgopoulos, A. P. (1997). Manual interception of moving targets II. On-line control of overlapping submovements. *Experimental Brain Research*, **116**(3), 421-433.
- Lemon, R. N. (2008). Descending pathways in motor control. *Annual Review of Neuroscience*, **31**, 195-218.
- Letzner, S., Simon, A., & Güntürkün, O. (2016). Connectivity and neurochemistry of the commissura anterior of the pigeon (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, **524**(2), 343-361.
- Lin, H. T., & Leonardo, A. (2017). Heuristic Rules Underlying Dragonfly Prey Selection and Interception. *Current Biology*, **27**(8), 1124-1137.
- Lindenblatt, U., & Delius, J. D. (1988). Nucleus basalis prosencephali, a substrate of apomorphine-induced pecking in pigeons. *Brain Research*, **453**(1), 1-8.

- Luther, D., & Greenberg, R. (2011). The island syndrome in coastal wetland ecosystems: convergent evolution of large bills in mangrove passerines. *The Auk*, **128**(2), 201-204.
- Macaluso, E. (2006). Multisensory processing in sensory-specific cortical areas. *The Neuroscientist*, **12**(4), 327-338.
- Manni, E., Bortolami, R., & Azzena, G. B. (1965). Jaw muscle proprioception and mesencephalic trigeminal cells in birds. *Experimental Neurology*, **12**(3), 320-328.
- Maravita, A., & Iriki, A. (2004). Tools for the body (schema). *Trends in Cognitive Sciences*, **8**(2), 79-86.
- Martin, G. R. (2009). What is binocular vision for? A birds' eye view. *Journal of Vision*, **9**(11), 1-19.
- Martin, G. R. (2014). The subtlety of simple eyes: the tuning of visual fields to perceptual challenges in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **369**(1636), 20130040.
- Martinho, A., Burns, Z. T., von Bayern, A. M., & Kacelnik, A. (2014). Monocular tool control, eye dominance, and laterality in New Caledonian crows. *Current Biology*, **24**(24), 2930-2934.
- Marzke, M. W. (2013). Tool making, hand morphology and fossil hominins. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **368**(1630), 20120414.
- Mathis, M. W., Mathis, A., & Uchida, N. (2017). Somatosensory cortex plays an essential role in forelimb motor adaptation in mice. *Neuron*, **93**(6), 1493-1503.
- 松井大. (2016). 鳥類の採餌行動に関する運動学的検討ーハシブトガラスとハトの比較ー. 慶應義塾大学社会学研究科修士論文.
- Matsui, H., Hunt, G. R., Oberhofer, K., Ogihara, N., McGowan, K. J., Mithraratne, K., ... & Izawa, E. I. (2016). Adaptive bill morphology for enhanced tool manipulation in New Caledonian crows. *Scientific Reports*, **6**, 22776.
- Matsui, H., & Izawa, E. I. (2017). Flexible motor adjustment of pecking with an artificially extended bill in crows but not in pigeons. *Royal Society Open Science*, **4**(2), 160796.
- Matsui, H., & Izawa, E. I. (2018). Rapid adjustment of pecking trajectory to prism-induced visual shifts in crows. *bioRxiv*, 298414.
- Matsui, H., Ryu, M., & Kawabata, H. (2017). Visual Feedback of Target Position Affects Accuracy of Sequential Movements at Even Spaces. *Journal of Motor Behavior*, **50**(6), 689-696.
- Matsuzawa, T. (2008). Primate foundations of human intelligence: a view of tool use in nonhuman primates and fossil hominids. Matsuzawa, T. (Eds.) *Primate Origins of Human Cognition and Behavior*. Tokyo: Springer Japan, 3-25.
- Medina, L., & Reiner, A. (2000). Do birds possess homologues of mammalian primary visual, somatosensory and motor cortices?. *Trends in Neurosciences*, **23**(1), 1-12.

- Mehlhorn, J., Hunt, G. R., Gray, R. D., Rehkämper, G., & Güntürkün, O. (2010). Tool-making New Caledonian crows have large associative brain areas. *Brain, Behavior and Evolution*, **75**(1), 63-70.
- Mello, C. V., & Clayton, D. F. (1994). Song-induced ZENK gene expression in auditory pathways of songbird brain and its relation to the song control system. *Journal of Neuroscience*, **14**(11), 6652-6666.
- Mello, C. V., & Clayton, D. F. (1995). Differential induction of the ZENK gene in the avian forebrain and song control circuit after metrazole-induced depolarization. *Journal of Neurobiology*, **26**(1), 145-161.
- Mischiati, M., Lin, H. T., Herold, P., Imler, E., Olberg, R., & Leonardo, A. (2015). Internal models direct dragonfly interception steering. *Nature*, **517**(7534), 333-338.
- Miller, M. G., Zeigler, H. P., & Miller, A. E. (1978). Trigeminal deafferentation and feeding behavior patterns in the pigeon (*Columba livia*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**(6), 1025-1040.
- Mithen, S. J. (1996). *The Prehistory of the Mind a Search for the Origins of Art, Religion and Science*. London: Thames and Hudson.
- Mrotek, L. A., Flanders, M., & Soechting, J. F. (2004). Interception of targets using brief directional cues. *Experimental Brain Research*, **156**(1), 94-103.
- Mrotek, L. A., & Soechting, J. F. (2007). Predicting curvilinear target motion through an occlusion. *Experimental Brain Research*, **178**(1), 99-114.
- Moll, J., de Oliveira-Souza, R., Passman, L. J., Cunha, F. C., Souza-Lima, F., & Andreiuolo, P. A. (2000). Functional MRI correlates of real and imagined tool-use pantomimes. *Neurology*, **54**(6), 1331-1336.
- Morita, Y., Ogihara, N., Kanai, T., & Suzuki, H. (2013). Quantification of neurocranial shape variation using the shortest paths connecting pairs of anatomical landmarks. *American Journal of Physical Anthropology*, **151**(4), 658-666.
- Murata, A., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Raos, V., & Rizzolatti, G. (1997). Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, **78**(4), 2226-2230.
- Murata, A., Gallese, V., Luppino, G., Kaseda, M., & Sakata, H. (2000). Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *Journal of Neurophysiology*, **83**(5), 2580-2601.
- Nahin, P. J. (2012). *Chases and escapes: the mathematics of pursuit and evasion*. New Jersey: Princeton University Press.

- Nakajima, K., Hauser, H., Li, T., & Pfeifer, R. (2015). Information processing via physical soft body. *Scientific Reports*, **5**, 10487.
- Nalbach, H. O., Wolf-Oberhollenzer, F., & Kirschfeld, K. (1990). The pigeon's eye viewed through an ophthalmoscopic microscope: orientation of retinal landmarks and significance of eye movements. *Vision Research*, **30(4)**, 529-540.
- Napier, J. R. (1961). Prehensility and opposability in the hands of primates. *Symposia of the Zoological Society of London*, **5**, 115-132.
- Napier, J. R. (1967). Evolutionary aspects of primate locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, **27(3)**, 333-341.
- Nieder, A. (2017). Inside the corvid brain—probing the physiology of cognition in crows. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, **16**, 8-14.
- Oakley, K. P. (1949). *Man the tool-maker*. Chicago: Chicago University Press.
- Obayashi, S., Suhara, T., Kawabe, K., Okauchi, T., Maeda, J., Akine, Y., Onoe, H., & Iriki, A. (2001). Functional brain mapping of monkey tool use. *Neuroimage*, **14(4)**, 853-861.
- Obayashi, S., Tanaka, M., & Iriki, A. (2000). Subjective image of invisible hand coded by monkey intraparietal neurons. *Neuroreport*, **11(16)**, 3499-3505.
- Ocklenburg, S., & Güntürkün, O. (2012). Hemispheric asymmetries: the comparative view. *Frontiers in Psychology*, **3**, 5.
- Oda, J., Sakamoto, J., & Sakano, K. (2006). Mechanical evaluation of the skeletal structure and tissue of the woodpecker and its shock absorbing system. *JSME International Journal Series A Solid Mechanics and Material Engineering*, **49(3)**, 390-396.
- Ogihara N., Makishima H., and Ishida H. (2009) Geometric morphometric study of temporal variations in human crania excavated from the Himrin Basin and neighboring areas, northern Iraq. *Anthropological Science*, **117**, 9-17.
- O'Higgins, P., & Jones, N. (1998). Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation. *The Journal of Anatomy*, **193(2)**, 251-272.
- Olberg, R. M. (2012). Visual control of prey-capture flight in dragonflies. *Current Opinion in Neurobiology*, **22(2)**, 267-271.
- Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R. K., Porteš, M., Fitch, W. T., Herculano-Houzel, S., & Nemec, P. (2016). Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113(26)**, 7255-7260.

- Orenstein, R. I. (1972). Tool-use by the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *The Auk*, **89**(3), 674-676.
- Osiurak, F., Morgado, N., & Palluel-Germain, R. (2012). Tool use and perceived distance: When unreachable becomes spontaneously reachable. *Experimental Brain Research*, **218**(2), 331-339.
- Pavlidis, C., Miyashita, E., & Asanuma, H. (1993). Projection from the sensory to the motor cortex is important in learning motor skills in the monkey. *Journal of Neurophysiology*, **70**(2), 733-741.
- Pfeifer, R., & Bongard, J. (2006). *How the body shapes the way we think: a new view of intelligence*. Massachusetts: MIT press.
- Pfeifer, R., Iida, F., & Gómez, G. (2006). Morphological computation for adaptive behavior and cognition. *International Congress Series*, **1291**, 22-29.
- Pfeifer, R., Iida, F., & Lungarella, M. (2014). Cognition from the bottom up: on biological inspiration, body morphology, and soft materials. *Trends in Cognitive Sciences*, **18**(8), 404-413.
- Pfeifer, R., Lungarella, M., & Iida, F. (2007). Self-organization, embodiment, and biologically inspired robotics. *Science*, **318**(5853), 1088-1093.
- Pettigrew, J. D., & Frost, B. J. (1985). A tactile fovea in the Scolopacidae?. *Brain, Behavior and Evolution*, **26**(3-4), 185-195.
- Poo, M. M. (2001). Neurotrophins as synaptic modulators. *Nature Reviews Neuroscience*, **2**(1), 24-32.
- Port, N. L., Lee, D., Dassonville, P., & Georgopoulos, A. P. (1997). Manual interception of moving targets I. Performance and movement initiation. *Experimental Brain Research*, **116**(3), 406-420.
- Pouget, A., & Snyder, L. H. (2000). Computational approaches to sensorimotor transformations. *Nature Neuroscience*, **3**(11), 1192.
- Proske, U. (2005). What is the role of muscle receptors in proprioception?. *Muscle & nerve*, **31**(6), 780-787.
- Proteau, L., Boivin, K., Linossier, S., & Abahnini, K. (2000). Exploring the limits of peripheral vision for the control of movement. *Journal of Motor Behavior*, **32**(3), 277-286.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raos, V., Umiltà, M. A., Murata, A., Fogassi, L., & Gallese, V. (2006). Functional properties of grasping-related neurons in the ventral premotor area F5 of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, **95**(2), 709-729.
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**(7), 4436-4441.

- Reddy, P. V., Justh, E. W., & Krishnaprasad, P. S. (2006). Motion camouflage in three dimensions. *Decision and Control, 45th IEEE Conference*, 3327-3332.
- Reichenbach, A., Franklin, D. W., Zatzka-Haas, P., & Diedrichsen, J. (2014). A dedicated binding mechanism for the visual control of movement. *Current Biology*, **24**(7), 780-785.
- Reynolds, T. R. (1985). Stresses on the limbs of quadrupedal primates. *American Journal of Physical Anthropology*, **67**(4), 351-362.
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, **38**, 889-901.
- Roach, N. T., Venkadesan, M., Rainbow, M. J., & Lieberman, D. E. (2013). Elastic energy storage in the shoulder and the evolution of high-speed throwing in Homo. *Nature*, **498**(7455), 483-486.
- Rosa, M. G., & Krubitzer, L. A. (1999). The evolution of visual cortex: where is V2?. *Trends in Neurosciences*, **22**(6), 242-248.
- Rossi, P. J. (1968). Adaptation and negative aftereffect to lateral optical displacement in newly hatched chicks. *Science*, **160**(3826), 430-432.
- Rossi, P. J. (1969). Primacy of the negative aftereffect over positive adaptation in prism adaptation with newly hatched chicks. *Developmental Psychobiology*, **2**(1), 43-53.
- Rossi, P. J. (1971). Prism-induced negative aftereffects without food-reinforced feedback in newly hatched chicks. *Psychonomic Science*, **24**(3), 141-142.
- Rounsley, K. J., & McFadden, S. A. (2005). Limits of visual acuity in the frontal field of the rock pigeon (*Columba livia*). *Perception*, **34**(8), 983-993.
- Rutz, C., Bluff, L. A., Reed, N., Troscianko, J., Newton, J., Inger, R., Kacelnik, A., & Bearhop, S. (2010). The ecological significance of tool use in New Caledonian crows. *Science*, **329**(5998), 1523-1526.
- Rutz, C., & Clair, J. J. (2012). The evolutionary origins and ecological context of tool use in New Caledonian crows. *Behavioural Processes*, **89**(2), 153-165.
- Rutz, C., Klump, B. C., Komarczyk, L., Leighton, R., Kramer, J., Wischniewski, S., Sugawara, S., Morrissey, M., James, R., St Clair, J., Switzer, R., & Masuda, B. (2016). Discovery of species-wide tool use in the Hawaiian crow. *Nature*, **537**(7620), 403-407.
- Sakamoto, T., Porter, L. L., & Asanuma, H. (1987). Long-lasting potentiation of synaptic potentials in the motor cortex produced by stimulation of the sensory cortex in the cat: a basis of motor learning. *Brain Research*, **413**(2), 360-364.
- Sakata, H., Taira, M., Murata, A., & Mine, S. (1995). Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cerebral Cortex*, **5**(5), 429-438.
- Salzen, E. A., Parker, D. M., & Williamson, A. J. (1975). A forebrain lesion preventing imprinting in domestic chicks. *Experimental Brain Research*, **24**(2), 145-157.

- Sarlegna, F., Blouin, J., Bresciani, J. P., Bourdin, C., Vercher, J. L., & Gauthier, G. M. (2003). Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Experimental Brain Research*, **151**(4), 524-535.
- Sarlegna, F., Blouin, J., Vercher, J. L., Bresciani, J. P., Bourdin, C., & Gauthier, G. M. (2004). Online control of the direction of rapid reaching movements. *Experimental Brain Research*, **157**(4), 468-471.
- Sarlegna, F. R., Gauthier, G. M., Bourdin, C., Vercher, J. L., & Blouin, J. (2006). Internally driven control of reaching movements: a study on a proprioceptively deafferented subject. *Brain Research Bulletin*, **69**(4), 404-415.
- Sarlegna, F. R., & Mutha, P. K. (2015). The influence of visual target information on the online control of movements. *Vision Research*, **110**, 144-154.
- Sarlegna, F. R., & Sainburg, R. L. (2009). The roles of vision and proprioception in the planning of reaching movements. Sternad, D. (Eds.) *Progress in Motor Control*. New York: Springer US.
- Savidan, J., Kaeser, M., Belhaj-Saïf, A., Schmidlin, E., & Rouiller, E. M. (2017). Role of primary motor cortex in the control of manual dexterity assessed via sequential bilateral lesion in the adult macaque monkey: A case study. *Neuroscience*, **357**, 303-324.
- Schall, U. (1987). Vestibular, olfactory, and vibratory responses of nucleus basalis prosencephali neurons in pigeons. *Neuroscience Research*, **4**(5), 376-384.
- Schall, U., & Delius, J. D. (1986). Sensory inputs to the nucleus basalis prosencephali, a feeding-pecking centre in the pigeon. *Journal of Comparative Physiology A*, **159**(1), 33-41.
- Schall, U., & Delius, J. D. (1986). Sensory inputs to the nucleus basalis prosencephali, a feeding-pecking centre in the pigeon. *Journal of Comparative Physiology A*, **159**(1), 33-41.
- Schall, U., & Delius, J. D. (1991). Grasping in the pigeon: control through sound and vibration feedback mediated by the nucleus basalis. *Physiology & Behavior*, **50**(5), 983-988.
- Schall, U., Güntürkün, O., & Delius, J. D. (1986). Sensory projections to the nucleus basalis prosencephali of the pigeon. *Cell and Tissue Research*, **245**(3), 539-546.
- Schmitt, D. (2003). Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *Journal of Experimental Biology*, **206**(9), 1437-1448.
- Scott, S. H., Cluff, T., Lowrey, C. R., & Takei, T. (2015). Feedback control during voluntary motor actions. *Current Opinion in Neurobiology*, **33**, 85-94.
- Seed, A. M., Tebbich, S., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2006). Investigating physical cognition in rooks, *Corvus frugilegus*. *Current Biology*, **16**(7), 697-701.
- Seltzer, B., & Pandya, D. N. (1980). Converging visual and somatic sensory cortical input to the intraparietal sulcus of the rhesus monkey. *Brain Research*, **192**(2), 339-351.

- Semaw, S. (2000). The world's oldest stone artefacts from Gona, Ethiopia: their implications for understanding stone technology and patterns of human evolution between 2·6–1·5 million years ago. *Journal of Archaeological Science*, **27**(12), 1197-1214.
- Shaffer, J. P. (1986). Modified sequentially rejective multiple test procedures. *Journal of the American Statistical Association*, **81**(395), 826-831.
- Shanahan, M., Bingman, V. P., Shimizu, T., Wild, M., & Güntürkün, O. (2013). Large-scale network organization in the avian forebrain: a connectivity matrix and theoretical analysis. *Frontiers in Computational Neuroscience*, **7**, 89.
- Shneydor, N. A. (1998). *Missile guidance and pursuit: kinematics, dynamics and control*. Amsterdam: Elsevier.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R., & Beck, B. B. (2011). *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. Maryland: Johns Hopkins University Press.
- Snyder, L. H. (2000). Coordinate transformations for eye and arm movements in the brain. *Current Opinion in Neurobiology*, **10**(6), 747-754.
- Soechting, J. F., & Flanders, M. (2008). Extrapolation of visual motion for manual interception. *Journal of Neurophysiology*, **99**(6), 2956-2967.
- Soons, J., Herrel, A., Genbrugge, A., Aerts, P., Podos, J., Adriaens, D., de Witte, Y., Jacob, P., & Dirckx, J. (2010). Mechanical stress, fracture risk and beak evolution in Darwin's ground finches (Geospiza). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **365**(1543), 1093-1098.
- Spijkers, W., & Spellerberg, S. (1995). On-line visual control of aiming movements?. *Acta Psychologica*, **90**(1), 333-348.
- Sposito, A., Bolognini, N., Vallar, G., & Maravita, A. (2012). Extension of perceived arm length following tool-use: clues to plasticity of body metrics. *Neuropsychologia*, **50**(9), 2187-2194.
- Spriggs, M. (1995). The Lapita culture and Austronesian prehistory in Oceania. Bellwood, P., Fox, J.J., Tryon, D. (Eds.) *The Austronesians: Historical and Cultural Perspectives*. Canberra: Australian National University E-Press.
- 鈴木雪絵. (2002). ハシボソガラス *Corvus corone* とハシブトガラス *Corvus macrorhynchos* の食性および消化酵素. 山形大学大学院農学研究科修士論文.
- Tanaka, T., Saito, H., & Matsuki, N. (1997). Inhibition of GABAA synaptic responses by brain-derived neurotrophic factor (BDNF) in rat hippocampus. *Journal of Neuroscience*, **17**(9), 2959-2966.
- Tebbich, S., Taborsky, M., Fessl, B., & Dvorak, M. (2002). The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). *Ecology Letters*, **5**(5), 656-664.

- Theunissen, L. M., Reid, T., & Troje, N. F. (2017). Pigeons use distinct stop phases to control pecking. *Journal of Experimental Biology*, **220**(3), 437-444.
- Thouless, C. R., Fanshawe, J. H., & Bertram, B. C. R. (1989). Egyptian vultures *Neophron percnopterus* and ostrich *Struthio camelus* eggs: the origins of stone-throwing behaviour. *Ibis*, **131**(1), 9-15.
- Tomasino, B., Weiss, P. H., & Fink, G. R. (2012). Imagined tool-use in near and far space modulates the extra-striate body area. *Neuropsychologia*, **50**(10), 2467-2476.
- Troscianko, J., Von Bayern, A. M., Chappell, J., Rutz, C., & Martin, G. R. (2012). Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nature Communications*, **3**, 1110.
- Troscianko, J., Bluff, L. A., & Rutz, C. (2008). Grass-stem tool use in New Caledonian crows *Corvus moneduloides*. *Ardea*, **96**(2), 283-285.
- Van Lawick-Goodall, J., & van Lawick-Goodall, H. (1966). Use of tools by the Egyptian vulture, *Neophron percnopterus*. *Nature*, **212**(5069), 1468-1469.
- Vercher, J. L., Magenes, G., Prablanc, C., & Gauthier, G. M. (1994). Eye-head-hand coordination in pointing at visual targets: spatial and temporal analysis. *Experimental Brain Research*, **99**(3), 507-523.
- Wada, K., Howard, J. T., McConnell, P., Whitney, O., Lints, T., Rivas, M. V., Horita, H., Patterson, M., White, S., Scarff, C., Haesler, S., Zhao, S., Hagiwara, M., Shiraki, T., Hirozane-Kishikawa, T., Skene, P., Hayashizaki, Y., Carnici, P., & Jarvis, E. (2006). A molecular neuroethological approach for identifying and characterizing a cascade of behaviorally regulated genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**(41), 15212-15217.
- Wagner, H., & Schaeffel, F. (1991). Barn owls (*Tyto alba*) use accommodation as a distance cue. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, **169**(5), 515-521.
- Walsh, P. T., Hansell, M., Borello, W. D., & Healy, S. D. (2013). Are elaborate bird nests built using simple rules?. *Avian Biology Research*, **6**(2), 157-162.
- Wang, L., Cheung, J. T. M., Pu, F., Li, D., Zhang, M., & Fan, Y. (2011). Why do woodpeckers resist head impact injury: a biomechanical investigation. *PLoS One*, **6**(10), e26490.
- Ward, C. V., Tocheri, M. W., Plavcan, J. M., Brown, F. H., & Manthi, F. K. (2014). Early Pleistocene third metacarpal from Kenya and the evolution of modern human-like hand morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**(1), 121-124.
- Weir, A. A., Chappell, J., & Kacelnik, A. (2002). Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*, **297**(5583), 981-981.

- Weir, A. A., & Kacelnik, A. (2006). A New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*) creatively re-designs tools by bending or unbending aluminium strips. *Animal Cognition*, **9**(4), 317-334.
- Welnarz, Q., Dusart, I., & Roze, E. (2017). The corticospinal tract: Evolution, development, and human disorders. *Developmental Neurobiology*, **77**(7), 810-829.
- Wild, J. M. (1987a). Thalamic projections to the paleostriatum and neostriatum in the pigeon (*Columba livia*). *Neuroscience*, **20**(1), 305-327.
- Wild, J. M. (1987b). The avian somatosensory system: connections of regions of body representation in the forebrain of the pigeon. *Brain Research*, **412**(2), 205-223.
- Wild, J. M., Arends, J. J. A., & Zeigler, H. P. (1984). A trigeminal sensorimotor circuit for pecking, grasping and feeding in the pigeon (*Columba livia*). *Brain Research*, **300**(1), 146-151.
- Wild, J. M., & Farabaugh, S. M. (1996). Organization of afferent and efferent projections of the nucleus basalis prosencephali in a passerine, *Taeniopygia guttata*. *Journal of Comparative Neurology*, **365**(2), 306-328.
- Wild, J. M., Kubke, M. F., & Carr, C. E. (2001). Tonotopic and somatotopic representation in the nucleus basalis of the barn owl, *Tyto alba*. *Brain, Behavior and Evolution*, **57**(1), 39-62.
- Wild, J. M., Reinke, H., & Farabaugh, S. M. (1997). A non-thalamic pathway contributes to a whole body map in the brain of the budgerigar. *Brain Research*, **755**(1), 137-141.
- Wise, S. P., Boussaoud, D., Johnson, P. B., & Caminiti, R. (1997). Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annual Review of Neuroscience*, **20**(1), 25-42.
- Wilkinson, A., & Kirkpatrick, K. (2009). Visually guided capture of a moving stimulus by the pigeon (*Columba livia*). *Animal Cognition*, **12**(1), 127-144.
- Wilkinson, A., & Kirkpatrick, K. (2011). Tracking and capture of constant and varying velocity stimuli: a cross-species comparison of pigeons and humans. *Animal Cognition*, **14**(1), 59-71.
- Witkovsky, P., Zeigler, H. P., & Silver, R. (1973). The nucleus basalis of the pigeon: A single-unit analysis. *Journal of Comparative Neurology*, **147**(1), 119-128.
- Witt, J. K., Proffitt, D. R., & Epstein, W. (2005). Tool use affects perceived distance, but only when you intend to use it. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **31**(5), 880-888.
- Woodworth, R. S. (1899). The accuracy of voluntary movement. *Psychological Review: Monograph Supplements*, **3**, 1-114.
- Wynn, T. (1991). Tools, grammar and the archaeology of cognition. *Cambridge Archaeological Journal*, **1**(2), 191-206.
- Wynne, B., & Delius, J. D. (1996). Frontal forebrain lesions: effects on the foraging and apomorphine pecking of pigeons. *Physiology & Behavior*, **59**(4), 757-762.

- Xiao, Q., & Güntürkün, O. (2018). Asymmetrical Commissural Control of the Subdominant Hemisphere in Pigeons. *Cell Reports*, **25(5)**, 1171-1180.
- Yamamoto, M., & Ando, H. (2012). Probabilistic models of state estimation predict visuomotor transformations during prism adaptation. *Visual Neuroscience*, **29(2)**, 119-129.
- Yamamoto, K., & Reiner, A. (2005). Distribution of the limbic system-associated membrane protein (LAMP) in pigeon forebrain and midbrain. *Journal of Comparative Neurology*, **486(3)**, 221-242.
- Zago, M., McIntyre, J., Senot, P., & Lacquaniti, F. (2009). Visuo-motor coordination and internal models for object interception. *Experimental Brain Research*, **192(4)**, 571-604.
- Zeigler, H. P. (1973). Trigeminal deafferentation and feeding in the pigeon: Sensorimotor and motivational effects. *Science*, **182(4117)**, 1155-1158.
- Zeigler, H. P., Green, H. L., & Karten, H. J. (1969). Neural control of feeding behavior in the pigeon. *Psychonomic Science*, **15(3)**, 156-157.
- Zeigler, H. P., & Karten, H. J. (1973). Brain mechanisms and feeding behavior in the pigeon (*Columba livia*) I. Quinto-frontal structures. *Journal of Comparative Neurology*, **152(1)**, 59-81.
- Zeigler, H. P., Levitt, P. W., & Levine, R. R. (1980). Eating in the pigeon (*Columba livia*): Movement patterns, stereotypy, and stimulus control. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **94(5)**, 783-794.
- Zeigler, H. P., Miller, M., & Levine, R. R. (1975). Trigeminal nerve and eating in the pigeon (*Columba livia*): Neurosensory control of the consummatory responses. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **89(8)**, 845.

関連業績

学位論文

松井大 (2016). 鳥類の採餌行動に関する運動学的研究—ハシブトガラスとハトの比較—. 慶應義塾大学大学院社会学研究科修士論文 (未公刊).

Matsui, H. (2014). Scene Recognition Mechanism: Learning from Multiple Viewpoints Produces Task-dependent View Combination Effect. 慶應義塾大学文学部人文社会学科卒業論文 (未公刊).

投稿論文 (査読あり)

Matsui, H., Yamada, K., Sakagami, T., & Tanno, T. (2018). Modeling bout–pause response patterns in variable-ratio and variable-interval schedules using hierarchical Bayesian methodology. *Behavioural Processes* **157**, 346-353.

Matsui, H., Ryu, M., & Kawabata, H. (2017). Visual Feedback of Target Position Affects Accuracy of Sequential Movements at Even Spaces. *Journal of motor behavior*, **50**(6), 689-696.

Matsui, H., & Izawa E-I. (2017) Flexibility of pecking motor control to artificially extended bill in crows but not in pigeons. *Royal Society Open Science*, **4**, 160796.

Matsui, H., Hunt, G. R., Oberhofer, K., Ogiwara, N., McGowan, K. J., Mithraratne, K., Yamasaki, T., Gray, R. D., & Izawa, E-I. (2016). Adaptive bill morphology for enhanced tool manipulation in New Caledonian crows. *Scientific Reports*, **6**, 22776.

藤巻峻, 新保彰大, 松井大, 時暁聰, & 神前裕. (2015). 条件づけにおける時間 II—オペラント計時行動, および時間学習の神経機構—. *基礎心理学研究*, **34**(1), 78-90.

神前裕, 時暁聰, 松井大, 新保彰大, & 藤巻峻. (2015). 条件づけにおける時間 I—古典的条件づけ—. *基礎心理学研究*, **34**(1), 60-77.

Matsui, H., & Kawabata, H. (2015). Scene recognition but not spatial judgments occur by combining experienced viewpoints. *基礎心理学研究*, **34**(1), 101-111.

Kanai, M., Matsui, H., Watanabe, S., & Izawa, E-I. (2014). Involvement of vision in tool use in crow. *NeuroReport*, **25**(13), 1064-1068.

投稿論文 (査読なし)

Matsui, H., & Izawa, E. I. (2018). Rapid adjustment of pecking trajectory to prism-induced visual shifts in crows. *bioRxiv*, 298414.

国際学会発表 (査読あり)

- Matsui, H., & Izawa, E. (2018). Neural substrates for sensorimotor plasticity to control pecking with an experimentally extended bill in pigeons. International Congress of Neuroethology 2018, P-115, Brisbane. (poster)
- Shimane, D., Matsui, H., & Itoh, Y. (2018). False memory for novel faces using Deese-Roediger-McDermott paradigm: An explanation of the occurrence by morphological characteristics. Annual Meeting of Korean Society for Cognitive and Biological Psychology, Seoul, February. (oral)
- Matsui, H. & Izawa, E. (2017). Motor adaptation to an experimentally extended bill in birds and its neural basis. Behaviour, Estoril, Portugal, July. (poster)
- Matsui, H. & Izawa, E. (2016). Motor adaptation to experimentally extended bills in pigeons and the underlying sensorimotor learning mechanisms. Society for Neuroscience, San Diego. (poster)
- Matsui, H. & Izawa, E. (2016). Adaptation of pecking behavior to the experimentally extended bill in birds. International Congress of Psychology, Yokohama. (poster)
- Matsui, H., & Izawa, E. (2014). Kinematic analysis of neck-reaching action in Large-billed crows (*Corvus macrorhynchos*). International Congress of Neuroethology, Participant Symposium PS2-5, Sapporo. (oral)

国内学会発表 (査読なし)

- Izawa, H., Ujihara, Y., & Matsui, H. (2018). Behavioral mechanisms of catching the moving target in birds: a model-based study. 比較生理生化学第 40 回大会. 神戸, 11 月. (poster)
- Matsui, H., & Izawa, E. (2018). Neural correlates for pecking adaptation to an experimentally extended bill in pigeons. 比較生理生化学第 40 回大会. 神戸, 11 月. (poster)
- 島根大輔・松井大・伊東 裕司. (2018). DRM パラダイムにおける新奇顔への虚記憶の生起過程の検討 顔刺激の形態的・評価的側面, 及び記 銘者の個人特性からの体系的考察. 第 82 回日本心理学会, 仙台, 9 月. (poster)
- 松井大・山田航太・坂上貴之・丹野 貴行. 動物の反応のバウト／休止パターンに関する時系列 モデリング. 第 82 回日本心理学会, 仙台, 9 月. (poster)
- 氏原勇祐・松井大・伊澤栄一. (2018). カラスにおける動く標的への予測的な到達運動. 慶應ライフサイエンスシンポジウム, 東京, 9 月. (poster)
- 盛田一孝・松井大・伊澤栄一. (2018). ハシブトカラスの優劣関係に基づいたダイナミックな行動調整に関する時系列解析. 慶應ライフサイエンスシンポジウム, 東京, 9 月. (poster)
- Matsui, H., & Izawa, E. (2018). Neural basis for sensorimotor learning of pecking movement with an experimentally extended bill in pigeons. 日本動物心理学会第 78 回大会, 広島, 8 月. (oral)

- Matsui, H., & Izawa, E. (2017). Online motor adjustment to prism-induced visual shifts in crows, but not in pigeons. 比較生理生化学会第 39 回大会. 福岡, 11 月. (poster)
- 松井大. (2017). VR、VI スケジュールにおけるバウトー休止パターンに関する時系列モデリング. 行動数理研究会. 東京, 10 月. (oral)
- Matsui, H., & Izawa, E. (2017). Effects of the prism-induced visual shift on pecking kinematics in crows and pigeons. 行動 2017 日本動物行動関連学会・研究会合同大会. 東京, 8 月. (poster)
- 盛田一孝・松井大・伊澤栄一. (2017). ハシブトカラスの優劣関係に基づいたダイナミックな行動調整の運動学的検証. 行動 2017 日本動物行動関連学会・研究会合同大会. 東京, 8 月. (poster)
- Matsui, H., & Izawa, E. (2017). Neural correlates with sensorimotor adaptation of pecking to an artificial bill extension in pigeons. 第 40 回日本神経科学大会, 千葉, 7 月. (poster)
- Matsui, H., & Izawa, E. (2016). Adaptation of pecking behavior to the experimentally extended bill is different between pigeons and crows. 第 39 回日本神経科学大会, 横浜, 7 月. (poster)
- Matsui, H., & Izawa, E. (2015). Specialized bill morphology for tool use in New Caledonian crow. 日本動物心理学会第 75 回大会, 東京, 9 月. (poster)
- 松井大・龍まりか・川畑秀明. (2015). ポインティング運動の正確性に影響を与える要因の検討. 電子情報通信学会ヒューマン情報処理研究会, 5 月. (oral)
- 松井大・伊澤栄一. (2014). ハシブトガラス (*Corvus macrorhynchos*) の到達・把握運動のキネマティクス. 日本動物行動学会第 33 回大会, 長崎, 11 月. (poster)
- Matsui, H., & Izawa, E. (2014). Kinematics of neck-reaching in large-billed crows (*Corvus macrorhynchos*): A preliminary study. 日本動物心理学会第 74 回大会, 犬山, 7 月. (poster)
- 松井大・川畑秀明. (2014). 他視点からの景観学習における課題依存性. 電子情報通信学会ヒューマン情報処理研究会, HIP2014, 3 月. (oral)

受賞

- Brain & Evolution 2018 Summer School Data Blitz Best Presenter Award.
- 第 78 回日本動物心理学会 最優秀発表奨励賞. Neural basis for sensorimotor learning of pecking movement with an experimentally extended bill in pigeons.
- 比較生理生化学会第 39 回大会発表論文賞 大会委員長賞. Online motor adjustment to prism-induced visual shifts in crows, but not in pigeons.
- 2015 年度日本基礎心理学会優秀論文賞. 条件づけにおける時間 II—オペラント計時行動, および時間学習の神経機構—